Spinnen – Sinne

F.G. BARTH

Abstract: **Spider – Senses.** Spiders show a wealth of complex behavior which relies on a corresponding richness of sensory capabilities. They represent a large group of arthropods and their sensors and nervous systems and the roles played by them in the guidance and programming of behavior such as prey capture, web building, courtship and reproduction deserve our attention both in their own right and from a comparative point of view. This review introduces to the diversity of spider sensory systems. It highlights their specializations as interfaces and filters mediating between the environment and behavior. As will be seen, some of the evolutionary achievements exhibited by spider sensors are outstanding, even when considered at the larger scale of animal sensors in general. The "clever design" of the sensors way out in the periphery to a large extent also explains why spider behavior may be so complex despite the small size of the spider central nervous system.

Key words: Sensory systems, spiders, neuroethology, neurophysiology.

„Einst hatten wir uns gestanden, wie wir Spinnen hassten und uns vor Spinnen ekelten und sie fürchteten. Wir versicherten uns gegenseitig, dass wir tot umfallen würden, wenn je eine Spinne es wagen sollte, auch nur über einen von unseren Holzpantinen zu krabbeln." (REINIG 1991)

Vorbemerkung

Die Liebe zu den Spinnen ist für viele Zeitgenossen eine unverständliche Eigenschaft einiger weniger Forscher, deren Neugierde auf Abwege geraten zu sein scheint. Welch eine enge Sicht der Dinge! Zunächst ist festzuhalten, dass die in unseren Breiten weitverbreitete Antipathie gegen Spinnen ein in vielen anderen Kulturen gänzlich unbekanntes Phänomen ist. Zahlreiche Erzählungen aus der indianischen Mythologie und wundervolle „Anansi"-Geschichten aus Afrika sind beredte Beispiele dafür. Es soll hier jedoch nicht ein Essay über Arachnophobie und Arachnophilie geschrieben werden, zumal sich der Autor längst auf die Seite der oben genannten merkwürdigen Forscher geschlagen hat. Vielmehr wird es darum gehen zu zeigen, dass Spinnen schon allein wegen ihrer Sinne unsere Aufmerksamkeit verdienen. Diese erzählen dem Kundigen die spannendsten aller Geschichten, ganz ohne Mythologie und Magie.

Leben ohne Sinnesorgane und die nachgeschalteten nervösen Strukturen und Leistungen ist kaum denkbar. Jeder Organismus, von den Bakterien bis hinauf zum Menschen, bedarf ausreichender Information über die Umwelt, in der er lebt, und über die Zustände, die in seinem eigenen Körper herrschen. Weder „sinnvolles" Verhalten noch Homöostase wären ohne Sinne möglich. So kann es nicht verwundern, dass wir in der belebten Natur eine faszinierende Fülle und Diversität von sensorischen Systemen finden. Diese bestechen immer wieder sowohl wegen des aus technischer Sicht perfekten „Designs" und extremer Leistungsfähigkeit als auch wegen der bei genauer Analyse sich offenbarenden, oftmals bis ins feinste Detail gehenden Angepasstheit an die artspezifischen, vom Verhalten in einem speziellen Habitat her zu denkenden Anforderungen an die Verfügbarkeit ganz bestimmter, meist stark gefilterter Information.

Spinnen sind (auch) in dieser Hinsicht bemerkenswerte Kreaturen. Die Erfolgsgeschichte der etwa 40.000 bisher beschriebe-

Denisia 12, zugleich Kataloge der OÖ. Landesmuseen Neue Serie 14 (2004), 63–92

nen Arten, die Fülle der von ihnen bewohnten Habitate und ihre Individuenzahlen und ganz besonders ihr komplexes Verhalten sind ohne eine reichhaltige Ausstattung mit leistungsfähigen sensorischen Systemen nicht vorstellbar. Die etwa 400 Millionen Jahre dauernde evolutionäre Geschichte der Spinnen hat in der Tat „Sensor-Konstruktionen" faszinierender Qualität hervorgebracht. Der Selektionsdruck auf den sensorischen Systemen muss groß gewesen sein. Die ständige Rückkopplung mit der Erfahrung hat das „Weltbild" der Spinnen ständig berichtigt und verfeinert.

Spinnen sehen und schmecken, sie haben einen ausgeprägten Vibrationssinn, sie riechen und nehmen die feinsten Luftströmungen wahr. Sie besitzen ein System von mehr als 3000 biologischen Dehnungsmessern in ihrem cuticularen Außenskelett. Bei vielen von ihnen trägt dieses Skelett Hunderttausende von tastempfindlichen Haaren. Wer verstehen will, weshalb und wie sich Spinnen etwa bei der Balz, beim Beutefang, oder beim Bau eines Netzes verhalten, der muss sich fragen, wie die sensorische Welt der Spinnen aussieht. Sinnesorgane und die ihnen nachgeschalteten nervösen Strukturen entwerfen arteigene „Bilder" der Umwelt. Sie sind nicht dazu da, im physikalischen Sinne allumfassende Information einer abstrakten Wirklichkeit zu liefern. Vielmehr sind sie in hohem Maße spezifische und selektive Filter, die bevorzugt oder ausschließlich die biologisch relevanten (für die Fitness, d. h. das Überleben des Individuums und die Weitergabe seiner Gene an die nächste Generation wichtigen) Zustände in der Um- und Inwelt registrieren und fast immer besonders stark auf Veränderungen dieser Zustände reagieren, also auf dynamische (im Gegensatz zu statischen) Vorgänge. Dies gilt auch für unsere eigenen menschlichen Sinne, die uns – so wie bei den Spinnen – ein stark gefiltertes, verzerrtes und im physikalischen Sinne unvollständiges Bild unserer Umwelt vermitteln.

Eigenheiten der Spinnen

Obgleich die Spinnen wie wir über mehrere Sinne verfügen, sind die meisten von ihnen ganz besonders auf Sinne und Signale angewiesen, die in unserem Leben nur eine untergeordnete Rolle spielen. Spinnen leben in einer Welt voller mechanischer Reize: in einer Welt voller Vibrationen, wie die im Spinnennetz, und einer Welt voller Luftströmungsreize; zudem verfügen sie über einen Dehnungs-Sinn, der uns gänzlich fehlt und ihnen ein ständiges hochauflösendes „Bild" von den mechanischen Vorgängen in ihrem Außenskelett verschafft. Bei einer Reihe von Spinnen spielt auch der Gesichtssinn eine hervorragende Rolle: bei den tagaktiven Spring- und Wolfspinnen etwa, oder auch bei den nachtaktiven Käscherspinnen. Ohne Zweifel ist die von den Sinnesorganen vermittelte und im zentralen Nervensystem gestaltete Spinnenwelt eine ganz andere als die Welt unserer eigenen sinnlichen Erfahrungen.

Im Vergleich zu den Insekten fällt bei den Spinnen besonders der Besitz von so genannten Linsenaugen anstatt der für eine Libelle, eine Biene oder ein anderes Insekt typischen Komplexaugen auf. Die bei den Insekten weit verbreiteten und dem Hören, dem Vibrationssinn und der Propriorezeption dienenden Chordotonalorgane fehlen den Spinnen. Zudem ist deren zentrales Nervensystem anders gebaut. So gebührt den Spinnen auch in der vergleichenden Neurobiologie ein angemessener Platz

Die folgende Darstellung stellt die Sinnesorgane selbst und die Prinzipien ihrer Funktionsweisen in den Mittelpunkt. Die an der Neurobiologie und speziell der Neuroethologie interessierten Leser finden mehr bei BARTH (1985) und BARTH (2001, 2002a). Zudem sei auf die kompetente Einführung in die Biologie der Spinnen von FOELIX (1996) hingewiesen.

Augen – acht Augen, zwei visuelle Systeme

Augentypen

Spinnenaugen sind also Linsenaugen oder Ozellen und keine Komplexaugen. Der Begriff Linsenauge ist etwas irreführend, weil natürlich auch die Komplexaugen der Insekten Linsen besitzen. Besser ist es, von Kameraaugen zu sprechen. Die allermeisten Spinnen verfügen über acht solcher Einzelaugen mit je einer Linse. Deren genaue Anordnung

am Vorderkörper spielt als Erkennungsmerkmal für die systematische Zugehörigkeit eine große Rolle und oftmals ist die Augenstellung so typisch, dass sie dem Kenner rasch die Familienzugehörigkeit verrät. Nach ihrer inneren Struktur sind **Haupt-** und **Nebenaugen** zu unterscheiden. Die Hauptaugen sind die vorderen Medianaugen. Alle anderen Augen sind Nebenaugen (Abb. 1). Trotz ihres Namens sind die Hauptaugen durchaus nicht immer die wichtigsten oder größten Augen. Gegensätzlich zu den Nebenaugen sind Hauptaugen evers: Die lichtempfindlichen Abschnitte ihrer Sehzellen (Rhabdomere) in der Retina sind dem Lichteinfall zugewandt. Bei den Nebenaugen sind diese Abschnitte ähnlich wie in unseren eigenen Augen vom Lichteinfall abgewandt. Ein weiterer Unterschied ist die Beweglichkeit der Retina der Hauptaugen: Augenmuskeln (zwei bei *Cupiennius*, sechs bei Springspinnen) können sie hinter der starren Linse bewegen, dadurch in gewissem Umfang das Gesichtsfeld „abrastern" und einen bewegten Gegenstand verfolgen. Springspinnen können die Retina ihrer Hauptaugen um bis zu 50° drehen (LAND 1969b) und damit auch deren funktionelles Gesichtsfeld erheblich erweitern. Bei anderen Spinnen ist die Beweglichkeit wesentlich geringer. Ein Tapetum, also eine das Licht reflektierende Schicht am Augenhintergrund wiederum besitzen nur die Nebenaugen. So sind es auch die Nebenaugen und nur diese, die demjenigen wie Katzenaugen entgegenleuchten, der nachts Spinnen mit der Taschenlampe aufspürt (Abb. 2a). Das Tapetum erhöht die Empfindlichkeit des Auges, indem es das Licht ein zweites Mal durch die Sehzellen schickt.

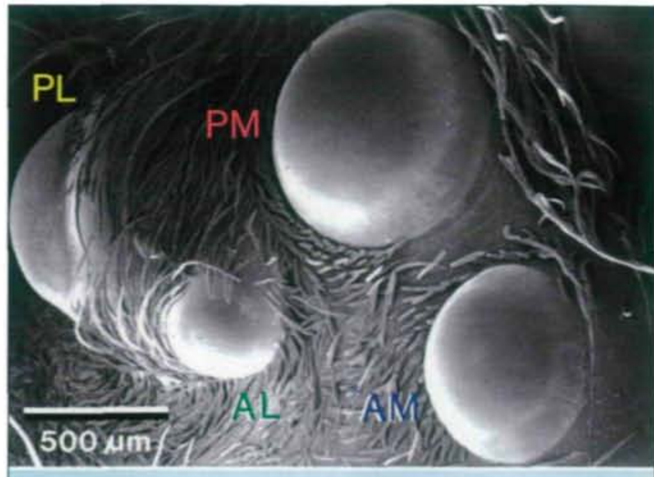




Abb. 1: Oben: Die vier Augen einer Körperseite der insgesamt acht Augen von *Cupiennius salei*. AM = Hauptaugen oder Anteriomedianaugen; PM, AL, PL = Nebenaugen oder Posteriomedianaugen, Anteriolateralaugen und Posteriolateralaugen. **Unten:** Bei den Springspinnen sind die Hauptaugen (AM, Pfeil) die größten. Foto unten: H. HOMANN.

Visuelle Leistung

Die Spring- und die Käscherspinnen sind die für ihre visuellen Leistungen bekanntesten Spinnen. Für *Portia*, eine Springspinne (Salticidae), beträgt die räumliche Auflösung der Hauptaugen 2,4 min (WILLIAMS & MCINTYRE 1980), was nur um etwa den Faktor 6 schlechter als bei uns Menschen ist, jedoch um das Zehnfache besser als bei einer Libelle, die gewiss zu den Insekten mit den leistungsfähigsten Augen gehört (LABHART & NILSSON 1995; LAND 1997). Die Sehzellen der hinteren Medianaugen von *Deinopis*, einer Käscherspinne (Deinopidae) reagieren halbmaximal schon auf Beleuchtungsstärken, die zwischen denjenigen bei Sternen- und Mondlicht liegen (LAUGHLIN et al. 1980). Die Linsen dieser Augen haben eine Lichtstärke F (f/D, das Verhältnis von Brennweite f zum Linsendurchmesser D) von 0,58 (BLEST & LAND 1977). Bei *Cupiennius salei* (Ctenidae), einer nachtaktiven Jagdspinne aus Mittelamerika, fanden wir Werte für F zwischen 0,58 und 0,74 (LAND & BARTH 1992). Den üblichen Objektiven von Fotoapparaten sind die Linsen der Spinnenaugen bezüglich der Helligkeit des Bildes also klar überlegen! Man muss demnach auch bei dämmerungs- und nachtaktiven Spinnen mit verhaltensrelevanter Sehtüchtigkeit rechnen.

Nach bisherigem Wissen haben nur Jagdspinnen wie die Springspinnen (Salticidae), Krabbenspinnen (Thomisidae), Wolfspinnen (Lycosidae) und „huntsmen spiders" (Sparassidae) Augen mit so eindrucksvollen Eigenschaften. Radnetzspinnen (Araneidae) verfügen nach weitverbreiteter Ansicht nur über einen vergleichsweise

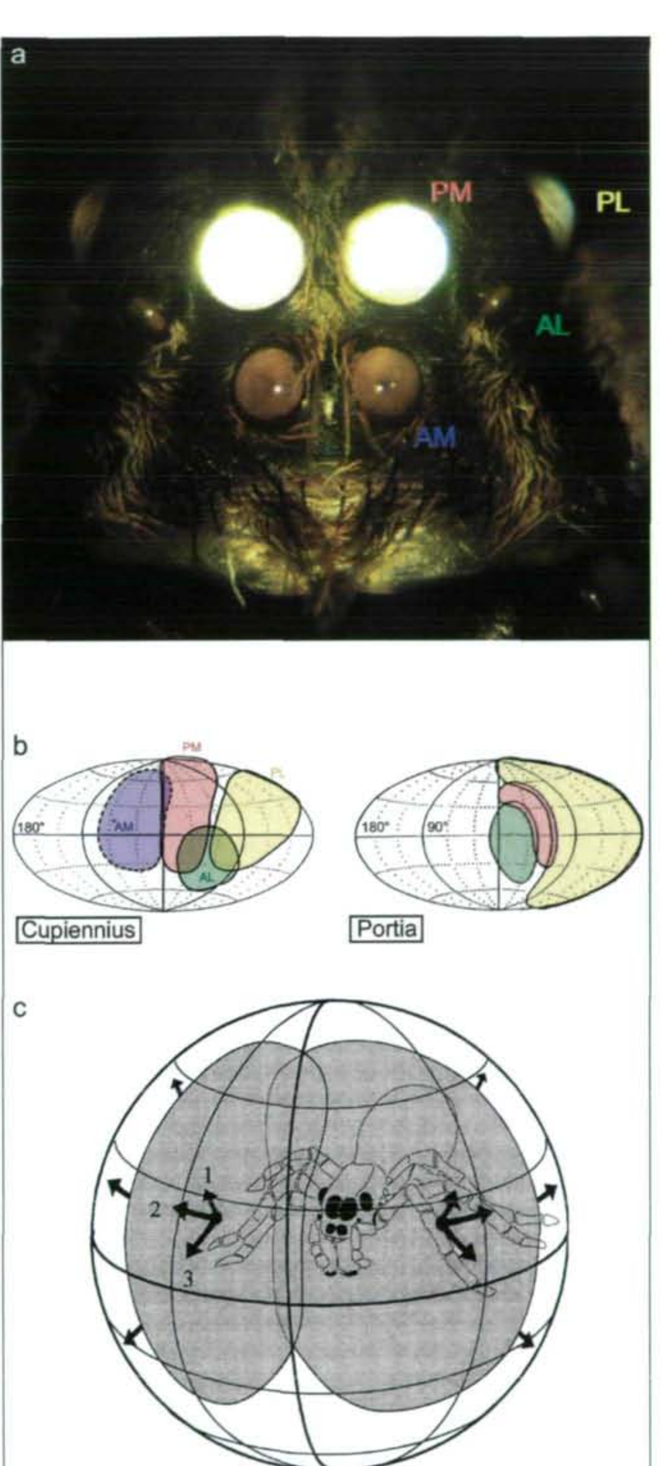


Abb. 2: a: Nur die Nebenaugen besitzen ein das Licht reflektierendes Tapetum (*Cupiennius salei*, Foto: Ch. Becherer).
b: Die Gesichtsfelder der Augen von Jagdspinnen wie *Cupiennius* (Ctenidae) und *Portia* (Salticidae) gewährleisten eine weitgehend vollständige Rundumsicht. AM, AL, PM, PL = Augentypen, s. Abb. 1. Die Gesichtsfelder der Augen sind auf die Projektion eines ganzen Globus gezeichnet. Die Gesichtsfelder der AM- und PM-Augen einer Körperseite von *Cupiennius* überlappen weitgehend. Die Abbildung zeigt wegen besserer Übersichtlichkeit das Gesichtsfeld der AM-Augen der anderen Körperseite (nach Land & Barth 1992).
c: Eine Eigenart der Hauptaugen (AM) ist ihre besonders bei Springspinnen große Beweglichkeit. Die Abbildung zeigt die reizbedingte Verschiebung der Gesichtsfelder von *C. salei* nach dorso-lateral (1), lateral (2) und ventro-lateral (3) (Kaps & Schmid 1996).

schlecht ausgebildeten Sehsinn mit geringer räumlicher Auflösung und Linsen, die den Sehgegenstand außerhalb der Ebene der Sehzellen scharf abbilden (Land 1985; Yamashita 1985). Mit anderen Worten: Radnetzspinnen bräuchten eigentlich eine Brille zum Scharfsehen! Aber sie zeigen ja auch nicht ansatzweise ein so weitgehend über den Sehsinn gesteuertes Verhalten wie etwa die tagaktiven Springspinnen, die damit Beute jagen, Artgenossen erkennen, zwischen Beute und Sexualpartner unterscheiden und Sexualpartner auswählen (Forster 1985; Clark & Uetz 1992; Jackson & Pollard 1996). Auch bei tagaktiven Wolfspinnen (Lycosidae) ist der Sehsinn am Balzgeschehen beteiligt (Rovner 1996). In der Welt der Radnetzspinnen spielt der Vibrationssinn eine ähnlich dominante Rolle.

Mechanismen zur Einstellung der Optik (Linse) auf unterschiedliche Entfernungen eines Sehgegenstandes, also Nah- und Fernakkomodation durch Verschieben der Linse (Veränderung des Abstands zur Retina) oder Änderung ihrer Krümmung (Brennweite) wie bei den Augen der Wirbeltiere, sind von Spinnen nicht bekannt. Viele Spinnenaugen sehen schon ab einer Minimalentfernung des Sehgegenstandes von wenigen Millimetern oder Zentimetern alles scharf (Land 1981). Für die Hauptaugen von *Cupiennius* ergaben sich rund 4 mm, für die Nebenaugen bis zu 19 mm, um ein konkretes Beispiel zu geben (Barth 2001). Offensichtlich benötigt man für solche Augen keinen Akkomodationsmechanismus. Eine Besonderheit der Hauptaugen von Springspinnen ist eine Retina, die vier hintereinander liegende Schichten von Sehzellen bildet (Land 1985). Die Debatte über die funktionelle Bedeutung dieser Besonderheit ist noch nicht abgeschlossen. Eine der bereits von Land (1969b, 1985) diskutierten Möglichkeiten ist die Vergrößerung der Tiefenschärfe des Auges (s. a. Blest et al. 1990).

Gesichtsfelder

Die Komplexaugen der Insekten sind ausgesprochene Weitwinkelaugen. Spinnenaugen haben vergleichsweise kleine Gesichtsfelder. Ihr Gesamtgesichtsfeld vergrößern Spinnen jedoch durch den Besitz von acht Augen erheblich. Die Abbildung 2b zeigt dies beispielhaft für unser langjähriges Versuchstier *Cupiennius salei* und für *Portia*, eine Springspinne. Die Gesichtsfelder der hinteren Median- und Seitenaugen von *Cupiennius* decken zusammen fast die gesamte obere Hemisphäre ab und reichen noch etwa 40° unter den Horizont. Die vorderen Seitenaugen schauen direkt nach unten – vor die Chelizeren. Interessant ist das weitgehende Überlappen der Sehfelder der vorderen

(Hauptaugen) und hinteren Medianaugen. Weshalb mit zwei Augen in dieselbe Richtung schauen? Vieles spricht dafür, dass die Erklärung hierfür die unterschiedlichen Funktionen der beiden Augen sind: Sie sind unterschiedlich gebaut (evers bzw. invers), die von ihren Sehzellen gelieferte visuelle Information geht getrennte Wege im Gehirn und nur die Retinae der Hauptaugen können von Muskeln hinter der starren Linse bewegt werden (Abb. 2c). Sehr wahrscheinlich verhindern diese Bewegungen die Adaptation der Sinneszellen. Mikrosakkaden, also kleine Augenbewegungen, gestatten der Spinne, sich ab und zu ein Bild auch von der unbewegten Umgebung zu machen. Unbewegte Reize verschwinden vermutlich zwischen solchen Mikrosakkaden wegen der Adaptation der Sehzellen aus dem Gesichtsfeld, wodurch sich bewegte Objekte umso besser vom Hintergrund abheben. Einen bewegten Reiz verfolgt *Cupiennius* mit reizbedingten Sakkaden. Demnach eignen sich die Hauptaugen besonders für die Analyse stationärer Objekte, während die Nebenaugen sich besonders zur Erfassung bewegter Objekte eignen sollten (LAND 1969a, b; KAPS & SCHMID 1996; SCHMID 1998). Die Forschung zu dieser Thematik ist noch im Gange und lässt noch viel Neues erwarten. Wie wir seit den Pionierarbeiten von LAND (1969a,b; Übersicht: 1985) wissen, besitzen Springspinnen besonders raffiniert gebaute Augen. Ihre Hauptaugen können sie mit Hilfe von sechs Muskeln präzise seitwärts bewegen und drehen.

Farbensehen

Sehen Spinnen Farben? Auch hier hat künftige Forschung noch ein weites Feld. Daten zur spektralen Empfindlichkeit von Sehzellen gibt es für Vertreter aus vier Spinnengruppen, die sich bezüglich ihrer Lebensweise und der Bedeutung des Sehsinnes für ihr Verhalten stark voneinander unterscheiden (YAMASHITA 1985; WALLA et al. 1996): Netzspinnen (Araneidae), Käscherspinnen (Deinopidae), Jagdspinnen (Lycosidae, Ctenidae) und Springspinnen (Salticidae). Bei den Wolfspinnen (Lycosidae) muss man nach den vorliegenden Befunden auf Farbuntüchtigkeit schließen. Sowohl in den Hauptaugen als auch in den Nebenaugen wurde nur je ein Sinneszelltyp gefunden (DE VOE 1972), ein „Grünrezeptor“ mit größter spektraler Empfindlichkeit in dem uns grün erscheinenden Wellenlängenbereich (510 nm). Die verwandtschaftlich nahe stehende *Cupiennius* (Ctenidae) allerdings besitzt drei Sehzelltypen: UV-, Blau- und Grünrezeptoren mit größten Empfindlichkeiten bei 340 nm, 480 nm und 520 nm (BARTH et al. 1993; WALLA et al. 1996). Theoretisch wäre demnach ein trichromatisches Farbensehen möglich. Allerdings müssen darüber letztlich Verhaltensversuche entscheiden. Ein Fehlen der Farbtüchtigkeit würde bei *Cupiennius* wegen seiner Nachtaktivität nicht wirklich überraschen. Während die UV (Ultraviolett-)Empfindlichkeit noch etliche Rätsel aufgibt, scheint der Nutzen der in allen Augen häufigen Grünrezeptoren einsichtig: Das von den Pflanzen und vom Boden reflektierte Licht wird von Wellenlängen über 450 nm dominiert (MENZEL 1979), was in unserer menschlichen Wahrnehmung grünem und gelbem Licht entspricht. Die bei *Cupiennius* für drei der vier Augen nachgewiesenen Blaurezeptoren steigern ihre absolute Empfindlichkeit bei Einbruch der Dunkelheit (der Aktivitätszeit von *Cupiennius*) um das Zehnfache. Grünrezeptoren zeigten diese Änderung nicht, so dass auf eine besonders wichtige Rolle der Blaurezeptoren für das Sehen bei Nacht bzw. bei schwachem Licht zu schließen ist. Wie die Wolfspinnenaugen, so besitzen auch die eindrucksvoll vergrößerten hinteren Medianaugen von *Deinopis*, die beim nächtlichen Beutefang mit dem selbstgesponnenen Käscher eingesetzt werden, nur Grünrezeptoren (LAUGHLIN et al. 1980). Gleiches gilt für alle anderen bisher untersuchten Nebenaugen von Spinnen. Das bedeutet: kein Farbensehen. Allerdings sind neben *Cupiennius* einige wenige weitere Ausnahmen bekannt – mehrere Arten von Radnetzspinnen der Gattung *Argiope* (hintere Seitenaugen und Hauptaugen mit UV-, Blau- und Grünrezeptoren) und Springspinnen, die mit ihrem di-, tri- oder tetrachromatischen Sehen vermutlich auch farbtüchtig sind (YAMASHITA 1985).

Polarisationssehen

Insbesondere bei Insekten ist Polarisationssehen ein wichtiger und gut bearbeiteter Forschungsgegenstand. Überraschenderweise kommt die Nachricht über einen neuen Mechanismus zur Bestimmung der



Abb. 3: Erwachsenes Weibchen von *Cupiennius salei*, aufgenommen in Mexico im Staate Veracruz, woher auch die Tiere stammten, die Eugen Graf KEYSERLING, der Erstbeschreiber, am 4.10.1876 anlässlich einer Versammlung der zoologisch-botanischen Gesellschaft Wien als *Ctenus saléi* vorstellte. *C. salei* ist eine nachtaktive Jagdspinne. Sie baut keine Netze zum Beutefang, sondern lebt in enger Assoziation mit bestimmten Pflanzen wie Bromelien. Beutetiere, meist Insekten, verraten sich diesen Spinnen vorwiegend durch Substratvibrationen und Luftströmungen.

Polarisation des Himmelslichtes von einer Spinne. Die nach oben zum Himmel schauenden PM-Augen (= Posteriomedianaugen oder Nebenaugen) von *Drassodes cupreus*, einer Plattbauchspinne (Gnaphosidae), polarisieren das von ihrem Tapetum reflektierte Licht. Sie besitzen demnach eine polarisierende Optik in ihren Augen, was eine Besonderheit im Tierreich darstellt. Als Folge davon hängt die Reflexion polarisierten Himmelslichts von dessen Polarisationsrichtung ab. Stimmt diese mit der Richtung der Längsachse des Auges überein, dann ist die Reflexion viermal stärker als bei einer Polarisationsrichtung des einfallenden Lichts senkrecht dazu. Sinnigerweise stehen die Längsachsen der beiden PM-Augen im rechten Winkel zueinander. Zudem überlappen sich die Gesichtsfelder der beiden Augen weitgehend. So ist anzunehmen, dass bei *Drassodes* die beiden PM-Augen als Polarisationsdetektoren zusammenwirken und nachgeschaltete Neurone die Signale von beiden Augen vergleichen. Dafür spricht auch, dass diese Augen so gut wie linsenlos sind und keine Bilder eines Sehgegenstandes entwerfen, sondern bereits in der Peripherie über einen weiten Bereich ihres Gesichtsfeldes integrieren (DACKE et al. 1999).

Verhaltensnachweise für die Fähigkeit zur Orientierung nach polarisiertem Licht gibt es für andere Spinnen seit langem. Dies gilt besonders für die Wolfspinne *Arctosa variana* (Lycosidae) (MAGNI et al. 1964) und die Trichterspinne *Agelena labyrinthica* (Agelenidae) (GÖRNER 1962, GÖRNER & CLAAS 1985). Allerdings: Nur *Drassodes* besitzt die genannten spezialisierten PM-Augen zur Navigation nach polarisiertem Licht. Bei den anderen Spinnen scheint die Polarisationssichtigkeit in den Hauptaugen (AM) zu liegen (DACKE et al. 2001). Das für *Drassodes* typische kanuförmige Tapetum ist jedoch von den Nebenaugen vieler Spinnen bekannt, ebenso das Fehlen einer scharfen Abbildung auf der Retina (ein Rätsel, das sich vielleicht im Kontext der Polarisationssichtigkeit löst) (LAND 1985). Welche Rolle die unterfokussierten Augen tatsächlich im Verhalten spielen, ist jedoch noch weitgehend unklar.

Phylogenie der Augen

Ist es nicht merkwürdig, dass unter den Arthropoden nur die Arachniden Kameraaugen und nicht die sonst in diesem Tierstamm üblichen Komplexaugen besitzen? Wie stand es bei den Vorfahren der Spinnen? Verwandte der Xiphosuren, zu denen die heute noch lebenden Pfeilschwanzkrebse (*Limulus*) gehören, besaßen ebenso wie die nicht mehr existierenden Eurypteriden sowohl einfache als auch zusammengesetzte Augen. Es wird postuliert, dass sich die Hauptaugen der Spinnen von dem einen Paar einfacher Augen ihrer Vorfahren ableiten, die Nebenaugen jedoch deren in Einzelaugen „zerfallenen" Komplexaugen entsprechen (PAULUS 1979). Aber wie kann es zur Aufgabe eines so erfolgreichen Augentyps wie dem des Komplexauges kommen? Dahinter könnten funktionelle Gründe stecken: Die optisch bessere Lösung ist das Kameraauge, da bei ihm Beugungseffekte an der Linse wesentlich weniger ins Gewicht fallen als bei den vielen kleinen Linsen des Komplexauges. Wollte man in Gedanken die Augen einer Springspinne durch Komplexaugen gleichen räumlichen Auflösungsvermögens ersetzen, käme man in Schwierigkeiten. Solche Komplexaugen müssten sehr groß sein und würden gewiss nicht in das Prosoma der Spinne passen (LAND 1985).

Trichobothrien – perfekte Strömungsmessung

Wenn eine Jagdspinne wie *Cupiennius salei* in der Dunkelheit der Nacht hungrig auf dem Blatt einer Bromelie sitzt (Abb. 3), dann verraten ihr vor allem zwei Sinne die Anwesenheit von Beutetieren: Der Vibrationssinn, der von der Beute (etwa einer auf der Pflanze laufende Schabe) verursachte Vibrationen des Substrates registriert und der Luftströmungssinn, der von der Beute (zum Beispiel fliegenden Insekten) verursachte Luftströmungen registriert. Im vorliegenden Abschnitt geht es um die Fähigkeit, Luftströmungen wahrzunehmen. Wie wir nach langjähriger Forschung und Kooperation mit Technikern heute wissen, sind die reizaufnehmenden Strukturen der Luftströmungssensoren bis ins feinste Detail voller technischer Raffinesse. Diese verdient wegen ihrer offensichtlichen Perfektion schon für sich betrachtet unsere Aufmerksamkeit. Wie bei allen Sinnen geht es letztlich aber auch hier um die sensorische Bewältigung von Verhalten, also um die Angepasstheit an ganz bestimmte biologisch relevante Reize. Sinnesphysiologie, Neuroethologie und Sensorische Ökologie liegen aufs engste beieinander. Werfen wir zuerst einen Blick auf die Trichobothrien per se und sehen wir dann an einem Beispiel, wie dieses technische Meisterwerk zum Verhalten passt.

Wenn man von außen mit dem Mikroskop auf ein Spinnenbein schaut, sieht man gewöhnlich eine Fülle von cuticularen Haaren. Die meisten dieser Haare sind innerviert, also Haarsensillen. Während einige von ihnen Chemorezeptoren sind, gehört die Mehrzahl zu den mechanisch empfindlichen Haaren. Deren Sinneszellen liefern dem Zentralnervensystem Information über die Auslenkung des Haarschafts. Die Trichobothrien oder Becherhaare (die Haarbasis steckt in einem auffälligen cuticularen Becher) fallen dadurch auf, dass sie gegensätzlich zu allen anderen Haaren bereits vom zartesten Lufthauch in Schwingungen versetzt werden (Abb. 4, 5). Friedrich DAHL (1856–1929), ein renommierter Arachnologe, hat schon 1883 in einer im Zoologischen Anzeiger (Zool Anz 6: 267–270) veröffentlichten Arbeit davon berichtet, dass sich die Trichobothrien beim Anstreichen tiefer Töne auf einer Geige bewegen. Es reicht auch das leichteste Zittern einer Hand dazu aus. Kurz gesagt werden die Trichobothrien wegen ihrer geringen Masse und extrem be-

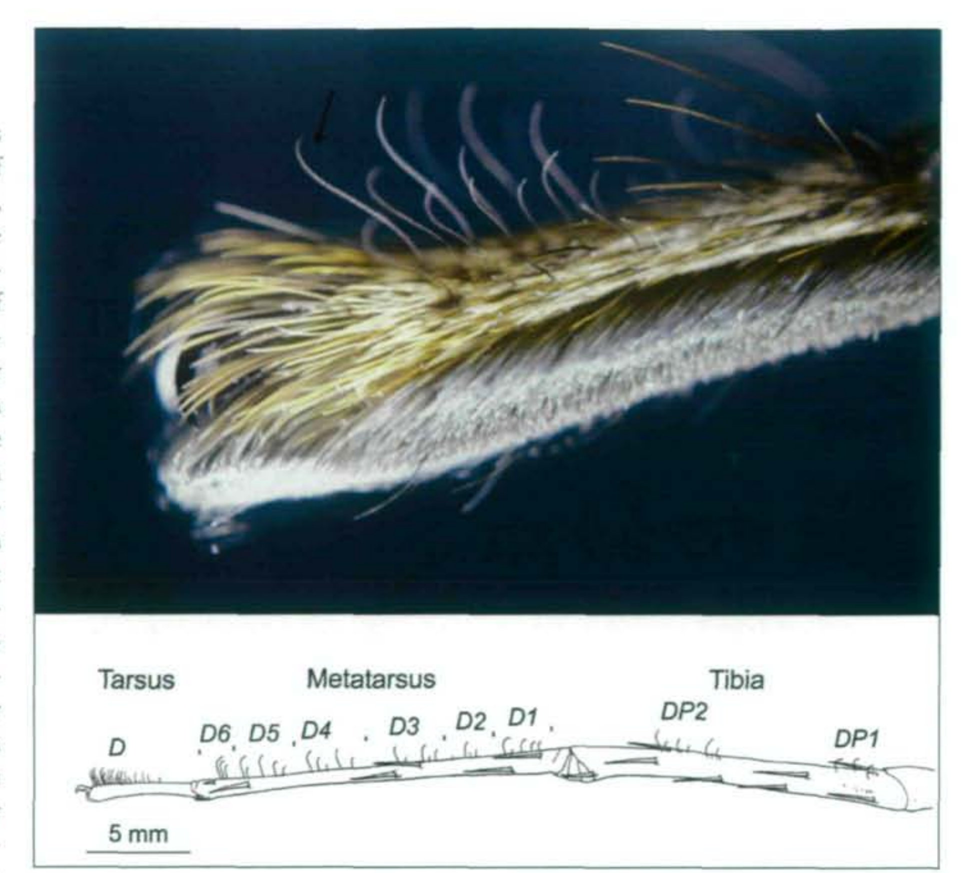


Abb. 4: Oben: Das Ende eines Laufbeins (Tarsus) von *Cupiennius salei* mit den Trichobothrien auf der Dorsalseite (Pfeil).
Unten: Anordnung aller Trichobothrien eines Laufbeins (BARTH et al. 1993).

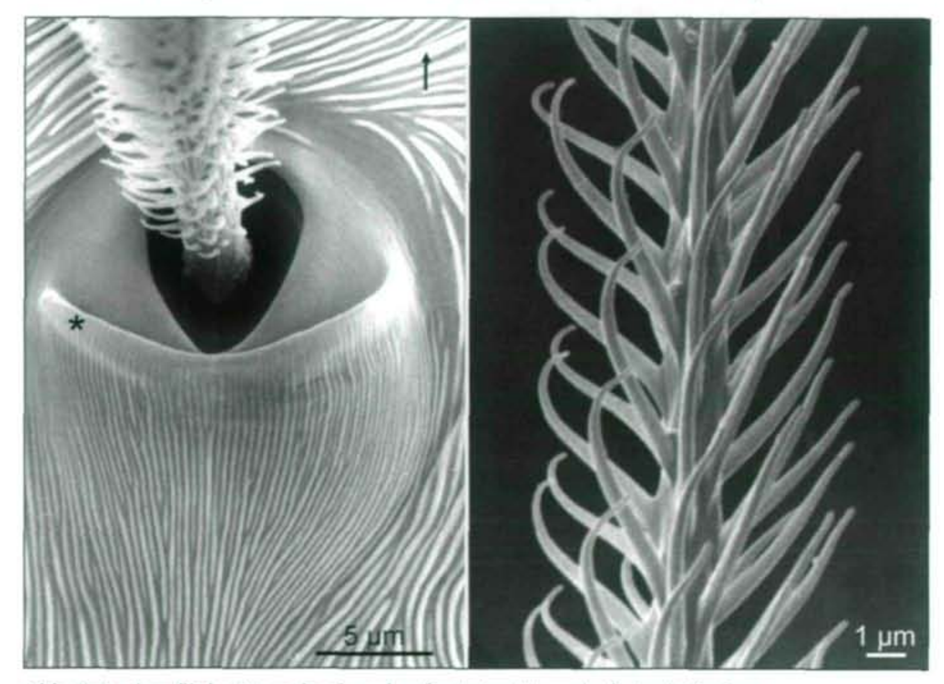


Abb. 5: Becher (links, Sternchen) und gefiederter Haarschaft (rechts) eines Trichobothriums von *Cupiennius salei*. Der Pfeil weist in Richtung Beinende.

weglichen Aufhängung im Skelett von der feinsten Bewegung der Luft mitgenommen und ausgelenkt.

Lage und Bau

Trichobothrien findet man auf den Laufbeinen und Pedipalpen der Spinnen, genauer: auf deren Tarsus, Metatarsus und Tibia (Abb. 4). Dass die meisten von ihnen auf der Dorsalseite des Beines liegen, hat vermutlich damit zu tun, dass sie in dieser Position den in der Regel eher von oben als von unten kommenden Luftströmungen besonders ausgesetzt sind. *Cupiennius salei* besitzt 936 ± 31 (Mittelwert ± Standardabweichung) Trichobothrien, rund 100 pro Bein. Dies ist die größte bisher von Spinnen bekannte Zahl. Wir schließen daraus, dass die Wahrnehmung von Medienbewegungen für die Steuerung des Verhaltens besonders wichtig ist. Viele Trichobothrien bilden Gruppen von bis zu 24 Sensillen und zeigen dann typische Abstufungen der Haarlänge. *Philodromus aureolus* (Philodromidae) und *Pardosa prativaga* (Lycosidae), beides kleinere Jagdspinnen, besitzen nur 22 bzw. 37 Trichobothrien auf jedem Bein, *Agelena labyrinthica* (Agelenidae), eine Trichterspinne, die auf einem dichtgewobenen Deckennetz jagt, ebenfalls nur 25 (REIßLAND & GÖRNER 1985; PETERS & PFREUNDT 1986). Neben der Größe der Spinne scheint die Zugehörigkeit zu Jagd- beziehungsweise Netzspinnen Bedeutung zu haben: mehr Trichobothrien bei Jagd- als bei Netzspinnen! *Larinioides cornutus* (= *Araneus c.*) und *Metellina segmentata* (= *Meta reticulata*) (Radnetzspinnen, Araneidae und Tetragnathidae) und auch *Linyphia triangularis*, eine Baldachinspinne (Linyphiidae), haben nur 7 bis 11 Trichobothrien auf jedem Laufbein (LEHTINEN 1980; PETERS & PFREUNDT 1986) und selbst bei *Nephila clavipes*, einer Radnetzspinne, die bezüglich ihrer Größe *Cupiennius salei* kaum nachsteht, sind es nur 40 (BARTH 2001).

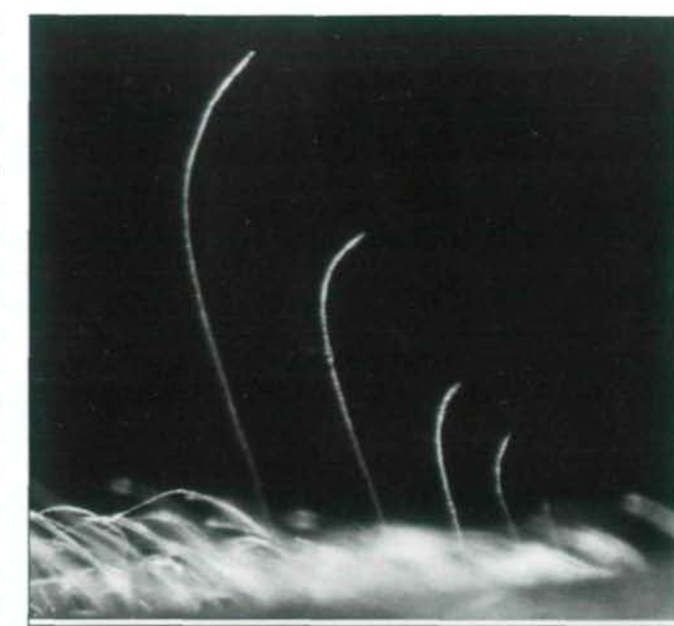
Auffälligerweise fehlen bei Netzspinnen die Trichobothrien auf dem letzten Beinglied, dem Tarsus. Auch der Metatarsus besitzt nur ein einziges Trichobothrium oder nur einige wenige. Was hat das zu bedeuten? Eine sinnvolle Vermutung ist, dass die vielen Trichobothrien auf den Tarsen von Jagdspinnen an einer besonders wichtigen Stelle des Reizfeldes liegen. Untersuchungen mit *Cupiennius* haben gezeigt, dass die Luftströmungsgeschwindigkeit über festem Substrat (wie den Blättern der Bromelien, auf denen *Cupiennius* sitzt) erhöht ist (BARTH et al. 1993). Bei Spinnennetzen, die für Luftströmungen vergleichsweise transparent sind, ist dieser Effekt nicht zu erwarten. In diesem Zusammenhang ist auch zu erwähnen, dass sich bei Netzspinnen wie *Nephila* und *Zygiella* mit Luftströmungsreizen im Gegensatz zu Jagdspinnen kein Beutefangverhalten auslösen lässt – im besten Fall nur ein Heben von Beinen, welches als Abwehrreaktion gedeutet wird (KLÄRNER & BARTH 1982).

Bei *Cupiennius* erreichen die Trichobothrien eine Länge von etwa 1,4 mm. Die kürzesten von ihnen messen nur 0,1 mm. Ihr Durchmesser beträgt an der Basis 5 bis 15 µm und an der Haarspitze 1 bis 5 µm. Trotz der Variationen im Detail ist festzuhalten, dass dies der für alle Luftströmungs-Sensillen der Arthropoden typische Größenbereich ist, seien es neben den Spinnen die Trichobothrien der Skorpione oder die Fadenhaare der Insekten. Die letzteren sind ein eindrucksvolles Beispiel für eine konvergente Entwicklung: Unter dem Zwang der den Luftströmungen eigenen physikalischen Eigenschaften haben sich nicht-homologe Strukturen zu bemerkenswert ähnlichen Sensoren entwickelt. Ein wesentliches Indiz für die Nicht-Homologie der bezüglich ihrer Funktionsweise so ähnlichen Fadenhaare und Trichobothrien sind Unterschiede in der Innervation. Fadenhaare besitzen nur eine Sinneszelle, Trichobothrien mindestens drei. Zudem sind deren reizaufnehmende Endstrukturen anders an den Haarschaft gekoppelt als die Sinneszelle des Fadenhaares (Fadenhaare: GNATZY & SCHMIDT 1971, GNATZY & TAUTZ 1980; Trichobothrien: GÖRNER 1965; CHRISTIAN 1971, 1972; BARTH 2001).

Empfindlichkeit

Die Trichobothrien von Spinnen gehören wie die Fadenhaare von Insekten zu den allerempfindlichsten biologischen Sensoren. Ja, es sieht so aus, als wären sie bezüglich ihrer absoluten Empfindlichkeit die „Weltmeister". Die dieser Behauptung zugrunde-

liegenden Untersuchungen wurden bei den Spinnen an *Cupiennius salei* (Zusammenfassung s. BARTH 2000, 2001; HUMPHREY et al. 2001, 2003) und bei den Insekten an der Grille (*Gryllus bimaculatus*) (THURM 1982; SHIMOZAWA et al. 2003) am weitesten vorangetrieben. Physikalischen Analysen und den entsprechenden Berechnungen zur Folge beträgt die Arbeit, die erforderlich ist, um ein Trichobothrium durch einen Schwingungszyklus zu bewegen, unter Optimalbedingungen nicht mehr als $2{,}5 \times 10^{-20}$ Wattsekunden oder Joule. Die für die Fadenhaare von Grillen bestimmten kleinsten Werte liegen mit 10^{-21} Ws sogar noch niedriger. Das bedeutet, dass wir es mit Werten zu tun haben, die etwa einem Hundertstel der in einem Photon grünen Lichts enthaltenen Energie entsprechen! Bei einer solchen Extremleistung muss man annehmen, dass die Interaktion zwischen der Luftströmung und dem Haar eine sehr innige und das „technische Design" des Sensillums in hohem Maße perfektioniert ist. Ein Großteil des Verständnisses dieser Interaktion ergibt sich aus der Überlegung, dass die Prozesse und Strukturen der Reizaufnahme und Reiztransformation in hohem Maße die physikalischen Eigenschaften des Reizes widerspiegeln. Dies gilt für alle Sinnesorgane, wird jedoch besonders da sichtbar, wo die Leistung im Verlaufe einer langen Evolutionsgeschichte auf ein offensichtlich kaum mehr zu steigerndes Maß getrieben wurde.



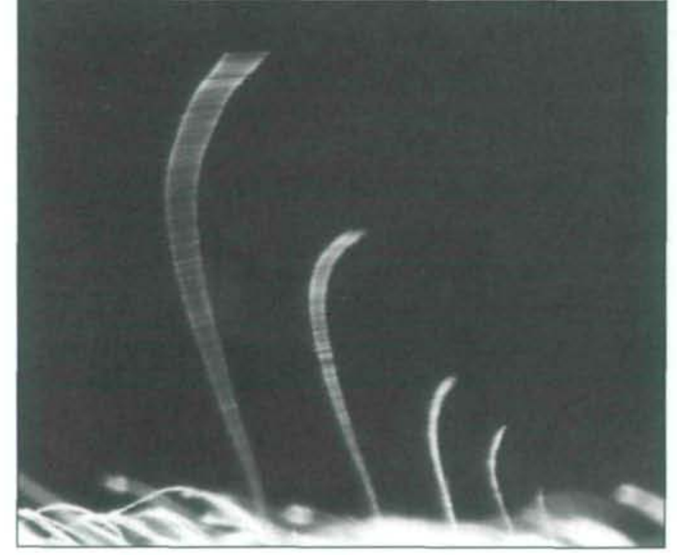


Abb. 6: Eine Gruppe von Trichobothrien auf der Tibia mit der charakteristischen Längenabstufung (*Cupiennius salei*). Wie auf dem unteren Bild zu sehen ist, unterscheiden sich die mechanischen Frequenzempfindlichkeiten der Haare. Von einem oszillierenden Luftströmungsreiz von 50 Hz werden die langen Haare wesentlich stärker ausgelenkt als die kurzen.

Zur Biophysik des Reizes

Im vorliegenden Falle bedeutet „Physik" „Strömungsmechanik". Ein Trichobothrium lässt sich physikalisch als invertiertes Pendel begreifen und dessen Verhalten mit Hilfe der klassischen Analyse von STOKES (1851) über „The effect of the internal friction of fluids on the motion of pendulums" weitgehend quantitativ bestimmen (BARTH et al. 1993; HUMPHREY et al. 1993). Eine der wichtigen Größen hierbei ist das Drehmoment T (Nm), welches den Haarschaft auslenkt und auf die Reibungskräfte des Medienstromes zurückgeht (Abb. 9b). Andere wichtige Größen wirken der Auslenkung durch T entgegen: die elastische Rückstellkraft S (Nm/rad) und die Dämpfungskonstante R (Nms/rad). Die mathematische Modellierung des Systems sagt uns auch etwas zum Einfluss von Masse, Länge und Durchmesser eines Trichobothriums für dessen Empfindlichkeit. So zeigt sich in Übereinstimmung mit der abgestuften Länge in den Trichobothriengruppen, dass die Abstimmung auf einen bestimmten Bereich von Reizfrequenzen am leichtesten durch Veränderung der Länge L zu erreichen ist, weniger wirkungsvoll jedoch durch eine Änderung der Werte von S und R (HUMPHREY et al. 2003). In der Tat geht die Variation der Haarlänge zwischen 0,1 mm und 1,5 mm bei *Cupiennius* mit unterschiedlichen Bestfrequenz-Bereichen zwischen 40 Hz und 600 Hz einher (Abb. 6). So erschließen sich uns auch wesentliche Aspekte der Gruppenbildung: Gegensätzlich zu einem einzelnen Trichobothrium stellt eine Gruppe, in der die Länge L nur im Bereich

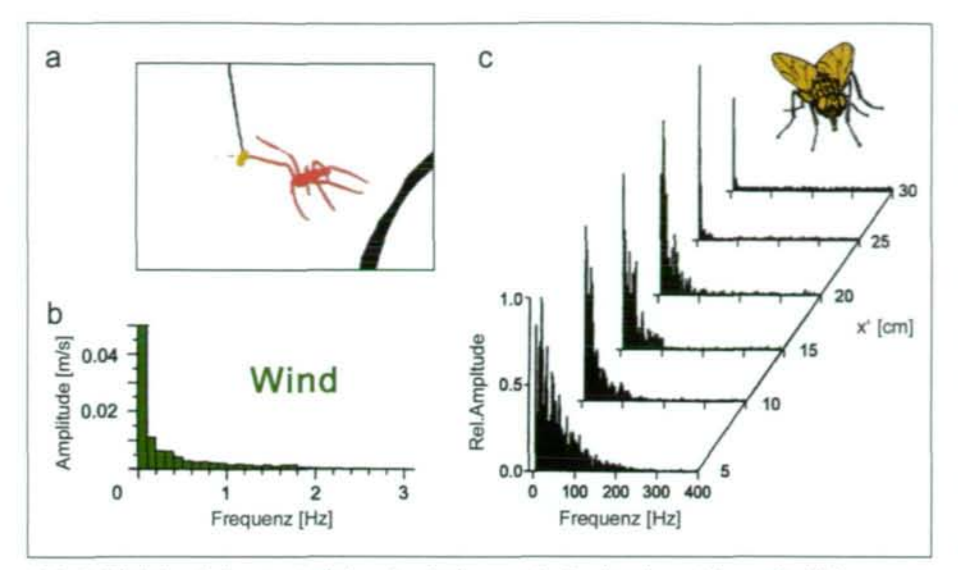


Abb. 7: Trichobothrien ermöglichen Jagdspinnen wie *Cupiennius salei* empfindliche Verhaltensreaktionen auf Luftströmungsreize, wie sie etwa von einem vorbei fliegenden Insekt ausgehen. **a:** Videobild einer Fangreaktion auf das Surren einer an einem Faden befestigten Fliege. **b:** Das Spektrum des im Freiland zur typischen Jagdzeit von *Cupiennius* gemessenen Hintergrundwindes. **c:** Spektrum des „Fliegensignals" (Luftströmungsreiz) in Abhängigkeit von der Entfernung x' zur Fliege (nach BRITTINGER 1998; BARTH & HÖLLER 1999).

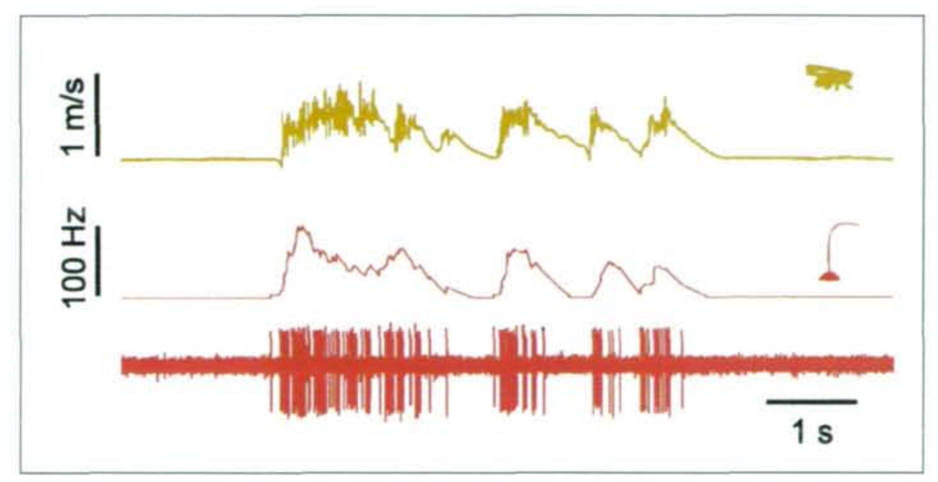


Abb. 8: Physiologische Antwort eines Trichobothriums auf einen „Fliegenreiz". Von oben nach unten: der von der Fliege produzierte Luftstrom, der Verlauf der Momentanfrequenz der Aktionspotenziale und die Abfolge der Aktionspotenziale in der Originalregistrierung (nach BARTH & HÖLLER 1999).

von Bruchteilen eines Millimeters variiert, eine Reihe von Bandpassfiltern dar, die den Gesamtbereich der Empfindlichkeit erweitern. Das mathematische Modell ermöglicht sinnvolle Voraussagen über die adaptive Evolution des Sensors, indem es uns zeigt, mit welchen Parametern und welchen Effekten überhaupt „gespielt" werden kann (BARTH 2000; HUMPHREY et al. 2001). Zudem erlaubt es Entwürfe für die Umsetzung des biologischen Vorbildes in einen technisch nutzbaren Sensor (HUMPHREY et al. 2003).

Interessanterweise ist die Abhängigkeit der Frequenzabstimmung von der Haarlänge nicht primär auf die mit der Längenänderung einhergehende Masseänderung oder auf die elastische Rückstellkraft zurückzuführen. Vielmehr besteht eine wichtige Beziehung zwischen dem unteren Ende (niedere Frequenzen) der Bandpasseigenschaften eines Trichobothriums und der sogenannten Grenzschicht. Dies ist eine Zone reduzierter Strömungsgeschwindigkeit in unmittelbarer Nähe einer umströmten Oberfläche, also auch derjenigen einer Spinne. Die Dicke dieser Schicht hängt von den in der Strömung enthaltenen Frequenzen ab. Sie ist bei niedrigen Frequenzen größer als bei hohen und liegt im biologisch relevanten Frequenzbereich in der Größenordnung der Trichobothrienlängen (BARTH et al. 1993). Die Folge: Kurze Trichobothrien bleiben bei niedrigen Frequenzen in der Grenzschicht wegen der geringen Strömungsgeschwindigkeiten stehen, während längere Trichobothrien in Zonen höherer Strömungsgeschwindigkeiten hineinragen und von diesen erfasst und mitgenommen werden (Abb. 6). Die obere Grenze des von einem Trichobothrium beantworteten Frequenzbereiches hängt von der Trägheit des Haarschafts und der mit ihm mitbewegten Luft ab. Das Trägheitsmoment wächst mit der dritten Potenz der Haarlänge, so dass das Haar mit zunehmender Frequenz zunehmend unbeweglich wird.

Auch bei den Trichobothrien steckt der Sinn der Sinne nicht in der technischen Perfektion per se, auch wenn diese sehr eindrucksvoll ist. Dem Tier geht es ja auch nicht um abstrakte Erkenntnisse, sondern um Überleben und Fortpflanzung. Die von den Sensoren ans zentrale Nervensystem geschickten Signale werden erst in Bezug zu einem bestimmten Verhalten zu Information. Das diesbezüglich untersuchte Beutefangverhalten von *Cupiennius* soll dies beispielhaft erläutern.

Beutefangverhalten

Bei *Cupiennius* kann Beutefangverhalten durch Luftströmungen leicht ausgelöst werden: Eine hungrige Spinne springt bereitwillig auf eine surrende Fliege oder auch künstlich erzeugte „beuteartige" Luftströmungen (Abb. 7a). Weshalb springt sie im

Freiland nicht in die Luft, um den fast immer anwesenden Wind zu fangen? Um eine solche biologisch höchst relevante Frage zu beantworten, muss man zunächst wissen, wie die Luftströmungen beschaffen sind, denen *Cupiennius* in ihrem Habitat ausgesetzt ist. Wenn *Cupiennius* nach Einbruch der Dunkelheit ihren Schlupfwinkel auf ihrer Sitzpflanze verlassen hat und unbewegt auf einem Blatt sitzend auf Beute wartet, dann sind die mit einem Anemometer bestimmten Strömungsgeschwindigkeiten der Luft deutlich geringer und gleichmäßiger als während der Helligkeit des Tages. Genauer: Über der Spinne sind die Windgeschwindigkeiten gewöhnlich kleiner als 0,1 m/s und ihre Schwankungen betragen weniger als 15%. Die im Hintergrundswind vorherrschenden Frequenzen liegen typischerweise unter 10 Hz, das Frequenzspektrum ist ausgesprochen schmal (Abb. 7b; BARTH et al. 1995). Vergleicht man dies mit einem Fliegensignal, auf das die Spinne prompt mit Beutefangverhalten antwortet, dann wird klar, weshalb die Spinne beide Luftströmungen so gut unterscheiden kann: Geschwindigkeiten bis etwa 1 m/s, Fluktuationsgrad ca. 25% bis mehr als 50% (im Vergleich zu den 2 bis 3% des ungestörten Hintergrundes), Frequenzen um 100 Hz! Nun ändert sich das Fliegensignal jedoch mit der Entfernung von seinem Entstehungsort: Nach etwa 20 bis 30 cm Laufstrecke ähnelt es stark dem Luftströmungs-Hintergrund (Abb. 7c). Dies ist auch die Entfernung, aus der *Cupiennius* nicht mehr auf den Fliegenreiz reagiert.

Die Reichweite eines einzelnen Trichobothriums beträgt 50 bis 70 cm, aber das Fliegensignal verliert offensichtlich bereits nach 30 cm seine biologische Relevanz. Hinzu kommt, dass das Signal nach einer solchen Laufstrecke bereits mehrere Sekunden unterwegs ist, wenn es bei der Spinne ankommt. Unter diesen Umständen hätte ein Beutefangsprung wohl wenig Erfolgsaussicht.

Physiologisch sind die Sinneszellen der Trichobothrien auf Frequenzen zwischen 50 und 120 Hz abgestimmt, was mit den von fliegenden Insekten produzierten Signalen übereinstimmt (BARTH & HÖLLER 1999). Ein weiteres Indiz für die biologische Angepasstheit des Systems ist das ausgeprägt phasische Antwortverhalten sowohl der Sinneszellen selber als auch der nachgeschalteten Neurone im zentralen Nervensystem (FRIEDEL & BARTH 1997). Das heißt, dass die Trichobothrien sich ganz besonders für die Wahrnehmung von stark fluktuierenden Luftströmen eignen und damit eine weitere Eigenschaft der für die Spinnen relevanten biologischen Signale widerspiegeln (Abb. 8).

Fliegende Spinnen

Natürlich fliegen Spinnen nicht wirklich, das heißt aktiv und mit Flügeln wie ihre Insektenverwandtschaft. Seit langem ist jedoch bekannt, dass viele Arten dadurch ihr Verbreitungsgebiet erweitern, dass ihre Jungtiere sich vom Wind verdriften lassen (Übersicht: DECAE 1987). Schon DARWIN (s. GERTSCH 1979) notierte 1832 in seinem Tagebuch, dass sich zahlreiche kleine, nur 1/10 inch große Spinnchen in der Takelage der Beagle verfingen – 60 Meilen von der Küste Südamerikas entfernt. Dahinter steckt das so genannte „Ballooning". Die winzigen Spinnen klettern auf die Spitzen von Grashalmen und Büschen, drehen sich in die Windrichtung, strecken ihre Beine und geben Spinnfäden ab. Sobald die Reibungskräfte des Windes das Gewicht der Spinne übersteigen, hebt diese ab und fliegt (HUMPHREY 1987), bisweilen in Höhen von mehreren Tausend Metern.

Vermutlich spielen die Trichobothrien bei diesem Verhalten eine wichtige Rolle, zumindest beim Start. Zu dessen aktiver Vorbereitung benötigt die Spinne Information über die Windverhältnisse. Leider fehlen bisher Versuche an Spinnen mit ausgeschalteten Trichobothrien. Allerdings zeigte sich bei einem dem eigentlichen Ballooning verwandten Verhalten, dass dieses durch solche Luftströmungen besonders zuverlässig auszulösen ist, die aufgrund ihrer Geschwindigkeit (geringer als 1,5 m/s) und ihres hohen Turbulenzgrades auch für die Trichobothrien hoch wirksame Reize darstellen. Dieses Verhalten wurde als „drop and swing behavior" für *Cupiennius* beschrieben (BARTH et al. 1991). Es ähnelt dem so genannten Pre-Ballooning anderer Spinnen (DECAE 1987). *Cupiennius* zeigt es bevorzugt im Alter von nur 9 Tagen, bei einem Gewicht von nur ca. 1,3 mg und einer Körperlänge von ca. 2 mm. Zu diesem Zeit-

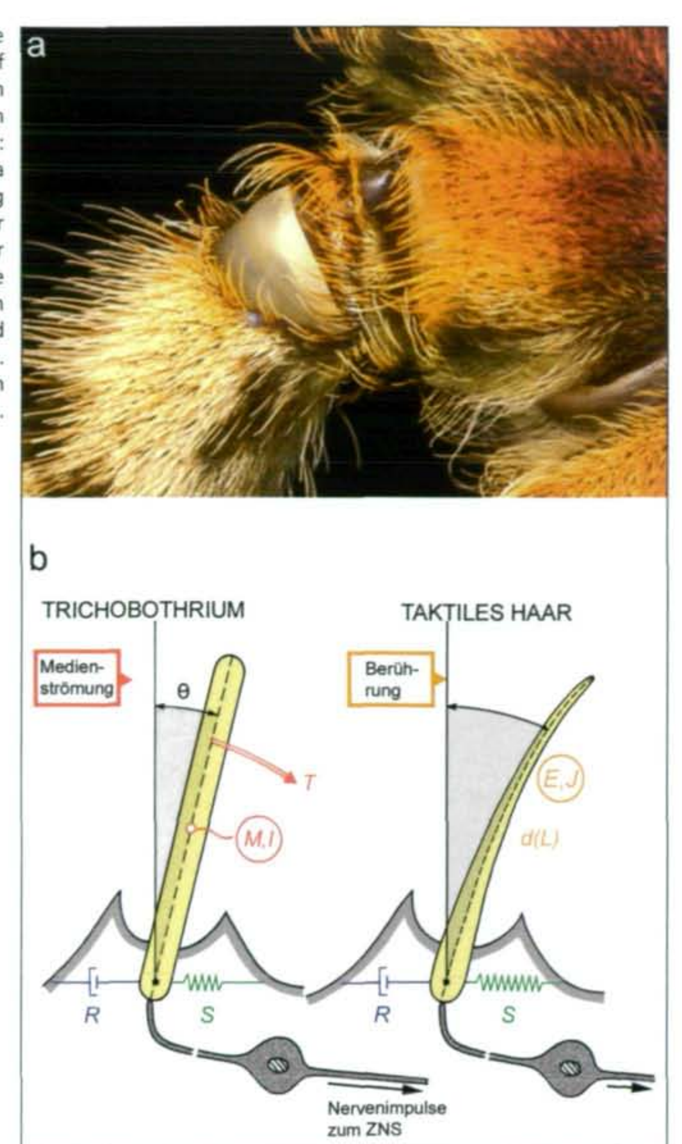


Abb. 9: **a**: Tasthaare in großer Dichte auf dem proximalen Spinnenbein (*Cupiennius salei*). **b**: Einfaches Schema zur Erläuterung wesentlicher mechanischer Unterschiede zwischen einem Trichobothrium und einem Tasthaar; vgl. Text (verändert nach BARTH 2002b).

punkt ist der Dottervorrat zur Neige gegangen und die Spinnchen müssen sich selbst um Nahrung kümmern. Dazu ist es sinnvoll, die Konkurrenz der vielen anderen, in einem Gespinst zusammenlebenden Spinnchen durch Ortswechsel zu meiden. Die kleine *Cupiennius* seilt sich am Sicherheitsfaden ab und verlängert ihn zunehmend, während sie vom Wind verdriftet wird und schließlich neuen Boden unter ihren Beinen hat.

Tasthaare – oder: die erstaunliche Potenz im Bauplan Haar

Spinnen sind zumeist haarige Kreaturen (Abb. 9a) und die meisten ihrer Haare sind innerviert, dienen also sensorischen Zwecken. Einige dienen der Aufnahme chemischer Reize, die allermeisten sind Mechanorezeptoren, deren Sinneszellen die Auslenkung des Haarschafts mit Nervenimpulsen dem zentralen Nervensystem melden. Die Spannweite dessen, was man mit einem cuticularen Spinnenhaar machen kann, ist groß. Die Trichobothrien markieren als Extremfall hoher Empfindlichkeit das eine Ende. Bereits kleinste von der bewegten Luft ausgehende Reibungskräfte lenken sie aus. Die Mehrzahl der Haare sind Tasthaare und weit weniger empfindlich. Sie stehen am anderen Ende des Spektrums mechanisch empfindlicher cuticularer Haare.

Bei den Trichobothrien erfolgt die Auslenkung gegen eine sehr kleine Federsteifigkeit (Rückstellkraft) S von ca. 10^{-12} Nm/rad. Dies führt dazu, dass der Haarschaft sich bei der Auslenkung nicht verbiegt. Bei den Tasthaaren ist die Situation infolge des Unterschieds in nur wenigen Eigenschaften ganz anders (Abb. 9b). Die Federsteifigkeit überstieg in den von uns untersuchten Fällen den Wert für Trichobothrien um das Zehntausendfache. Das Auslenken des Haarschafts bedarf demzufolge einer wesentlich größeren Kraft. Dies wiederum führt zu einer gleichzeitigen Verbiegung des Haarschafts. Während also bei den Trichobothrien Masse (M) und Trägheit (I) dominante Größen darstellen, sind es bei den Tasthaaren der Elastizitätsmodul (E) des Haarschafts und das Flächenträgheitsmoment (J) sowie ihre Verteilung über die Haarschaftlänge (L) (BARTH & DECHANT 2003).

Biomechanik der Reizung

Wird ein Tasthaar von oben berührt (eine übliche Reizsituation), dann drückt dies den Haarschaft nach unten und verbiegt ihn (Abb. 10a,b). Dabei geschehen raffinierte Dinge: Die Stelle der Reizeinleitung wandert mit zunehmender Reizstärke zunehmend in Richtung Haarbasis, wodurch sich der effektive Hebelarm verkürzt und mit ihm das reizwirksame Moment verkleinert. Dieses erreicht höchstens etwa 20% desjenigen Wertes, der bei einem steifen (d.h. sich nicht biegenden) Haar zu erwarten wäre (Abb. 10c). Zudem übersteigt die Auslenkung an der Basis des Haarschafts auch bei starker Reizung einen Wert von 12° bis 15° nicht. Und: das Biegemoment nimmt bei großen Reizwerten wesentlich langsamer zu

als bei kleinen, um bei ca. 10^{-9} Nm den Sättigungswert zu erreichen. Daraus ergeben sich drei Konsequenzen: Das Haar ist gegen Bruch geschützt, sein Arbeitsbereich ist gegenüber demjenigen eines steifen Haares erheblich erweitert und die mechanische Empfindlichkeit ist für kleine Auslenkungen größer als für große Auslenkungen.

Dass die cuticularen Tasthaare wie die Trichobothrien mikromechanische Meisterwerke sind, hat auch eine Simulationsstudie zur Verteilung der mechanischen Spannungen im Haarschaft bei Reizung ergeben (DECHANT et al. 2001, BARTH & DECHANT 2003). Der Haarquerschnitt ist keine Konstante. Vielmehr ändert er sich entlang der Haarlänge so, dass kritische und zum Bruch führende Spannungswerte vermieden werden. Man kann auch sagen, dass das Haar eine Struktur gleicher maximaler Belastbarkeit ist.

Das Laufen über ein Hindernis

Es liegt nahe anzunehmen, dass der Tastsinn bei den Spinnen im Verhalten eine wichtige Rolle spielt, etwa bei der Kopulation, beim Bau des Kokons, beim Herumlaufen auf der Sitzpflanze, dem Aufsuchen von Schlupfwinkeln und anderen Gelegenheiten. *Cupiennius* hat Hunderttausende von Haaren und diese stehen in einer Dichte von bis zu 400 Haaren/mm² auf der Körperoberfläche (Abb. 9a). Bisher ist noch nicht abzusehen, was man mit so vielen Sensoren alles machen kann – insbesondere, mit welcher zeitlichen und räumlichen Auflösung komplexe natürliche taktile Reizmuster wahrgenommen werden können. Hier hat die Forschung noch ein weites Feld. Eine Verhaltensweise ist jedoch bezüglich ihrer neuronalen Grundlagen bereits bestens untersucht: Das Heben des Körpers beim Laufen über ein Hindernis (ECKWEILER & SEYFARTH 1988; MILDE & SEYFARTH 1988). Neben mehreren Arten aus der Gattung *Cupiennius* reagieren auch Springspinnen (*Phidippus regius*) und Vogelspinnen (*Brachypelma* sp.) bei Reizung ventraler Tasthaare mit einem typischen Hochstellen des Körpers. Trifft eine solche Laufspinne zuerst mit den Vorderbeinen, Pedipalpen oder Cheliceren auf ein Hindernis, dann inspiziert sie dieses, hebt den Körper langsam und läuft so

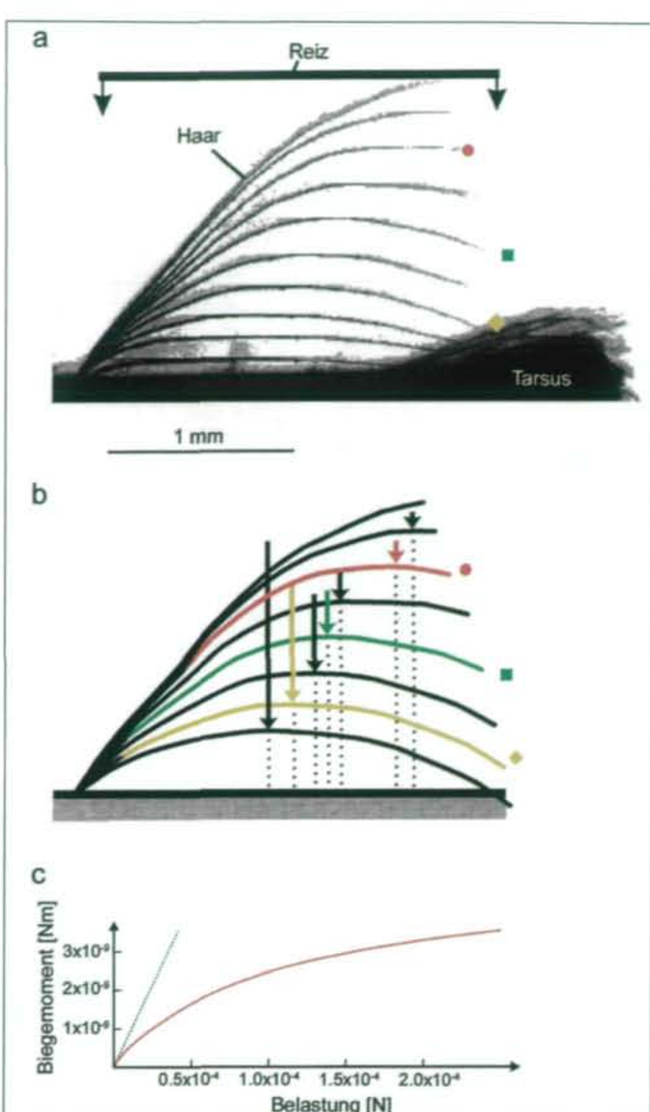


Abb. 10: Mechanisches Verhalten eines von oben gereizten Tasthaares.
a: Abbiegung des tatsächlichen Haares bei zunehmender Reizstärke.
b: Simulation im Modell: Der wirksame Hebel wird mit zunehmender Belastung und Auslenkung des Haares wegen der Verschiebung des Krafteinleitungspunktes zunehmend kürzer (s. Lage der Kraftvektoren; Länge der Vektoren nicht maßstabsgerecht).
c: Finite-Elemente-Simulation: Mit zunehmender Abbiegung des Haares (zunehmender Belastung) nimmt das Biegemoment immer weniger zu und erreicht einen Sättigungswert. Die gestrichelte Linie zeigt, wie viel rascher das Biegemoment bei einem steifen Haar und gleich bleibendem Hebelarm anwachsen würde (nach DECHANT et al. 2001).

über das Hindernis hinweg. Trifft das Hindernis zuerst taktile Haare an den Coxen, also proximal am Laufbein, dann hebt die Spinne ihren Körper innerhalb von nur 100 ms bis 160 ms hoch und läuft so weiter. Im Labor lassen sich Haare einzeln reizen – und damit bereits Verhaltensantworten auslösen. Die wiederholte Reizung desselben Haares führt zu einer additiven Wirkung. Die Spinne hebt ihren Körper mit jedem Reiz etwas höher. Dass die Reaktion eine recht spezifische ist, ergibt sich u. a. daraus, dass bei Reizung von Tasthaaren anderer Körperteile andere Reaktionen ausgelöst werden, wie zum Beispiel das Wegziehen des Körperteils oder Flucht.

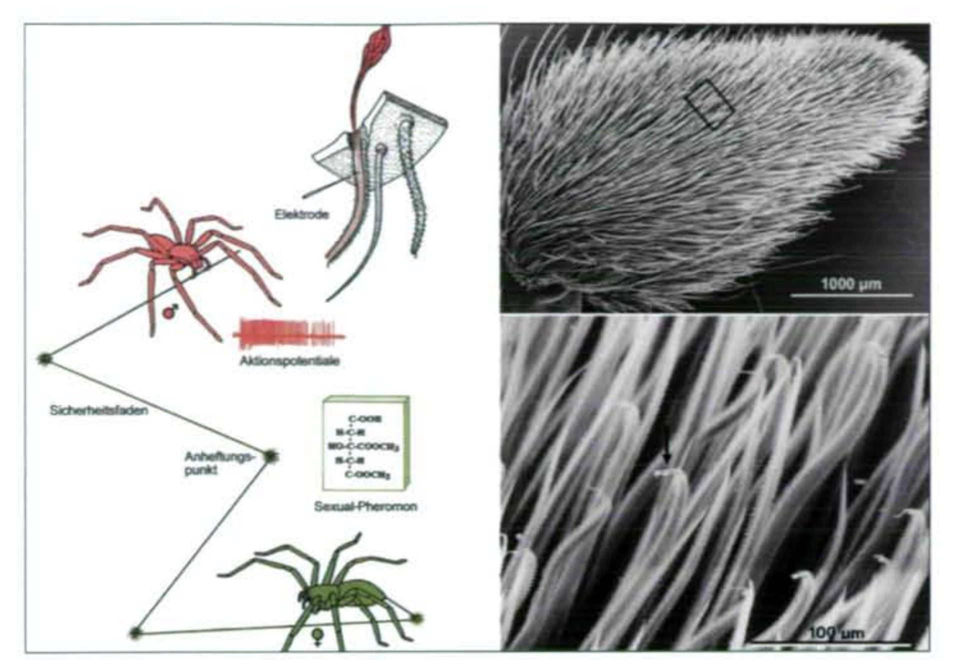


Abb. 11: Chemorezeption bei der Balz von *Cupiennius* sp. **Links:** Schematische Darstellung der chemischen Phase der Balz und der Antwort der chemorezeptiven Haarsensillen auf dem Pedipalpus des Männchens auf das Pheromon des Weibchens (s.Text) (nach GINGL 1998). **Rechts:** Dorsalseite des Tarsus des männlichen Pedipalpus mit den kontaktchemorezeptiven Haarsensillen, deren Spitzen sich durch den Besitz einer Öffnung und eines Sporns auszeichnen (Pfeil) (BARTH 2001).

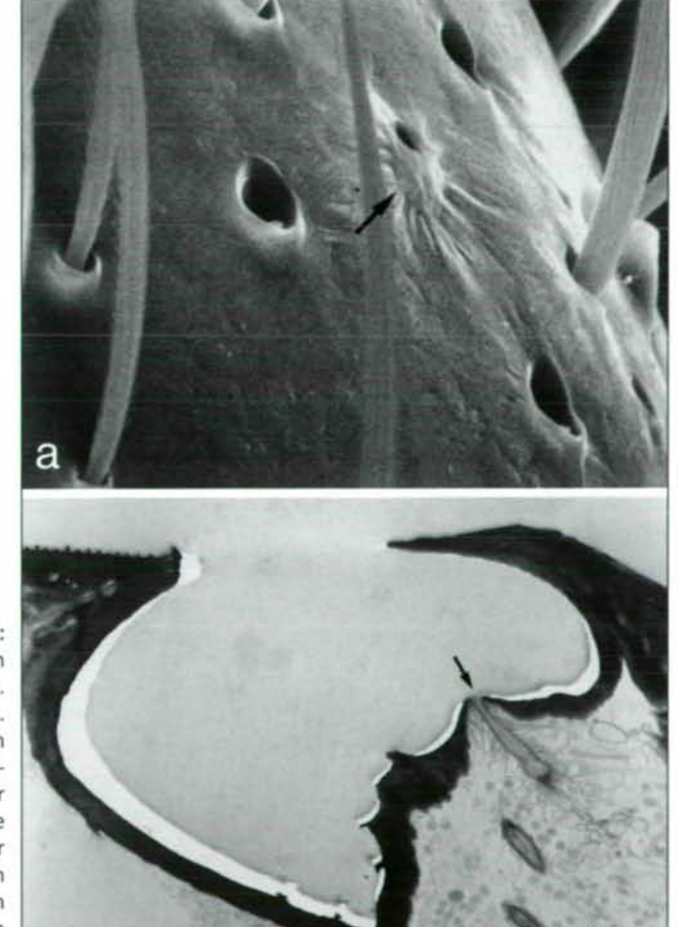


Abb. 12: Blumenthalsches Organ (*Cupiennius salei*). Oben in Aufsicht (s. Pfeil), unten im elektronenmikroskopischen Schnittbild (der Pfeil verweist auf die Öffnung einer der innervierten warzenförmigen Erhebungen am Boden der cuticularen Kapsel) (ANTON & TICHY 1994).

Borstenfelder – jetzt auch bei Spinnen

Das Fehlen der so genannten Borstenfelder galt lange als eine Eigenheit der Spinnen. Borstenfelder sind bei Insekten gut bekannt und werden von diesen für eine ganze Reihe von Verhaltensweisen eingesetzt: Messung der Gelenkstellung beim Laufen, Kontrolle der Körperhaltung, Wahrnehmung der Schwerkraft, Analyse der Gestalt des Substrats. Erst durch die Arbeiten von SEYFARTH et al. (1985, 1990) wurden Borstenfelder auch bei Spinnen bekannt: zwei Gruppen von bis zu 70 nur 25 bis 200 µm langen Haarsensillen am Gelenk zwischen Coxa und Prosoma. Zur Reizung kommt es, wenn bei der Bewegung der Beine die Pleuralmembran über die Borstenfeldsensillen rollt und diese auslenkt. Inzwischen entdeckten wir weitere Borstenfelder an der Basis der Chelizeren.

Anders als die Mehrzahl der vielen anderen Haarsensillen werden die Borstenfeldsensillen von nur einer Sinneszelle innerviert. Diese reagiert schon bei Auslenkung des Haarschafts um 0,5° bis 1° mit einem Nervenimpuls. Obgleich wir von einer propriorezeptiven Rolle der Borstenfelder ausgehen müssen, ist über ihre Bedeutung im Verhalten erst wenig bekannt. Das normale Laufmuster der Spinnen blieb nach Ausschaltung der coxalen Felder erhalten (SEYFARTH et al. 1990).

Chemorezeptive Haare – und der Wegweiser zum Weibchen

Kontaktchemorezeptoren

Zwischen den vielen Tasthaaren von Spinnen fallen dem Kenner unter dem Mikroskop einige Haare auf, die sich durch einen steileren Insertionswinkel und einen leicht S-förmig gekrümmten Haarschaft auszeichnen. Mit dem Elektronenmikroskop lässt sich zeigen, dass diese Haare zudem an ihrer Spitze eine Öffnung von ca. 0,4 µm Durchmesser aufweisen (FOELIX 1970, FOELIX & CHU-WANG 1973b; HARRIS & MILL 1973, 1977; DREWES & BERNARD 1976). Die Diagnose: Kontaktchemorezeptoren! Sie sind mit nicht weniger als 21 Sinneszellen ausgestattet. Zwei der Dendrite

enden an der Haarbasis; sie gehören zu mechanisch empfindlichen Zellen. Die anderen Zellen enden nahe der Haarspitze. Das kontaktchemorezeptive Haar ist also ein bimodaler Sensor, der buchstäblich den mechanischen Kontakt einerseits und die Chemie andererseits zu registrieren imstande ist. Er kommt gehäuft auf den distalen Bereichen der Laufbeine und der Pedipalpen vor. Bei *Cupiennius* trägt der Pedipalpus der erwachsenen Tiere ungefähr 200 kontaktchemorezeptorische Haare, deren Länge 300 bis 500 µm beträgt (Abb. 11). Geruchs-Haare sind von Spinnen ganz im Gegensatz zu den Insekten nicht bekannt. Die bisher einzige bekannte Ausnahme ist der morphologische Nachweis eines Porenhaares auf dem Tarsus von *Gradungula* sp., einer Spinne aus Neuseeland (FOELIX 1985).

Leider ist der Kenntnisstand zur Chemorezeption bei Spinnen noch immer dürftig. Die physiologischen Eigenschaften der Sensillen sind weitgehend unbekannt. Im Gegensatz dazu stehen viele Berichte über die Bedeutung von chemischen Signalen im Verhalten, insbesondere bei der Balz (TIETJEN & ROVNER 1982; POLLARD et al. 1987).

Pheromon-Sensoren

Einen direkten Zusammenhang zwischen chemorezeptiven Haarsensillen und der Bedeutung eines Pheromons bei der Balz haben erstmals Harald TICHY und Ewald GINGL (GINGL 1998) für *Cupiennius salei* hergestellt. Die Balz dieser Spinne durchläuft u.a. eine so genannte chemische Phase, die wie bei anderen Spinnen auch (TIETJEN & ROVNER 1982) dadurch gekennzeichnet ist, dass das Männchen durch den Kontakt mit dem Sicherheitsfaden des Weibchens Kenntnis von dessen Anwesenheit erhält und in sexuelle Erregung gerät (Abb. 11). Das entscheidende Signal ist ein vom Weibchen abgegebenes Pheromon. Dessen chemische Identität: S-Dimethylester der Zitronensäure (SCHULZ et al. 2000; TICHY et al. 2001). Dies ist das zweite bei Spinnen chemisch identifizierte Pheromon. Das erste haben SCHULZ & TOFT (1993) bei einer Baldachinspinne (*Linyphia triangularis*, Linyphiidae) als (R)-3-Hydroxybuttersäure und sein Dimer (R)-3-[(R)-3-Hydroxybutyryloxy]-Buttersäure identifiziert. Die Männchen dieser Baldachinspinne werden vom Sex-Pheromon ihrer Weibchen angelockt und dringen in deren Deckennetz ein. Dann macht das Männchen etwas merkwürdig Sinnvolles: Es baut das weibliche Netz ab, oft bis auf einige wenige Fäden, bevor es balzt und schließlich kopuliert (VAN HELSDINGEN 1965; ROVNER 1968; WATSON 1986). Damit wird auch die Pheromonquelle und deren anlockende Wirkung für weitere Männchen reduziert. Begattete Weibchen geben offensichtlich kein Pheromon mit ihrer Spinnseide ab. Folglich bleiben die Anlockung der Männchen und der Netzabbau aus.

Zurück zu *Cupiennius*! Ein wichtiger weiterer Schritt war die erste wirkliche Identifikation von Pheromonrezeptoren bei Spinnen (GINGL 1998; TICHY et al. 2001). Dazu wurden Haarsensillen auf den Pedipalpen, die das Männchen zur Prüfung des weiblichen Fadens benützt, mit weiblichen Spinnfäden oder synthetisch hergestelltem Pheromon auf einem Stückchen Filterpapier in Berührung gebracht und die dadurch ausgelösten Nervenimpulse registriert. Während sich die Pheromonrezeptoren auf den Pedipalpen als sehr selektiv bezüglich der Reizung mit Weibchenpheromon erwiesen, zeigten die entsprechenden tip-pore Sensillen auf den Tarsen der Laufbeine ein breiteres Antwortspektrum. Zudem sind Sensillen darunter, die nicht nur auf Kontakt mit dem Pheromon, sondern auch auf über die Luft übertragene Geruchsstoffe antworten. Möglicherweise trägt dieser Befund zur Beantwortung der Frage bei, weshalb den Spinnen nach bisherigem Kenntnisstand die wall-pore Sensillen, die für die Insekten typischen Geruchsensillen, fehlen.

Thermo- und Hygrorezeption – die Entdeckung des Heinz BLUMENTHAL

„Untersuchungen über das Tarsalorgan der Spinnen." So lautete der Titel einer Arbeit, die Heinz BLUMENTHAL 1935 veröffentlichte. Es war seine Doktorarbeit, die er am Berliner Zoologischen Museum angefertigt hatte und in der er das „Tarsalorgan" bei Spinnen aus 300 Gattungen und 46 Fami-

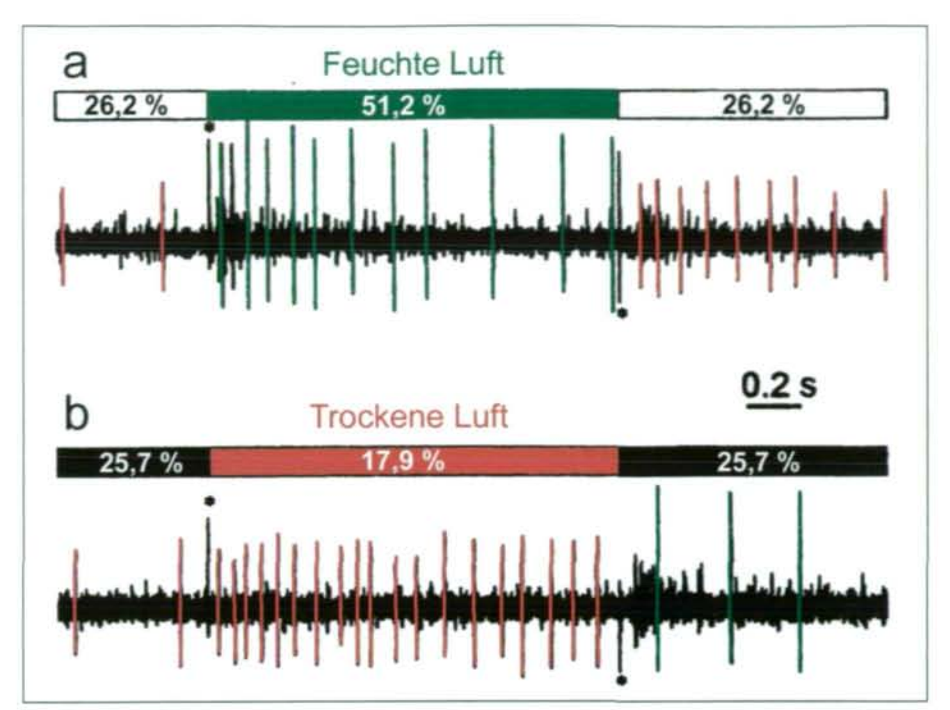


Abb. 13: Elektrophysiologisch gemessene Antworten (Aktionspotenziale) einer Feuchtezelle (a) und einer Trockenzelle (b) des Blumenthalschen Organs von *Cupiennius salei*. Die Änderung der relativen Feuchtigkeit der Reizluft auf einen höheren Wert (von 26,2 % auf 51,2 %) bzw. einen niedrigeren Wert (von 25,7 % auf 17,9 %) zeigt die antagonistische Wirkungsweise der beiden Sinneszellen (nach EHN & TICHY 1994).

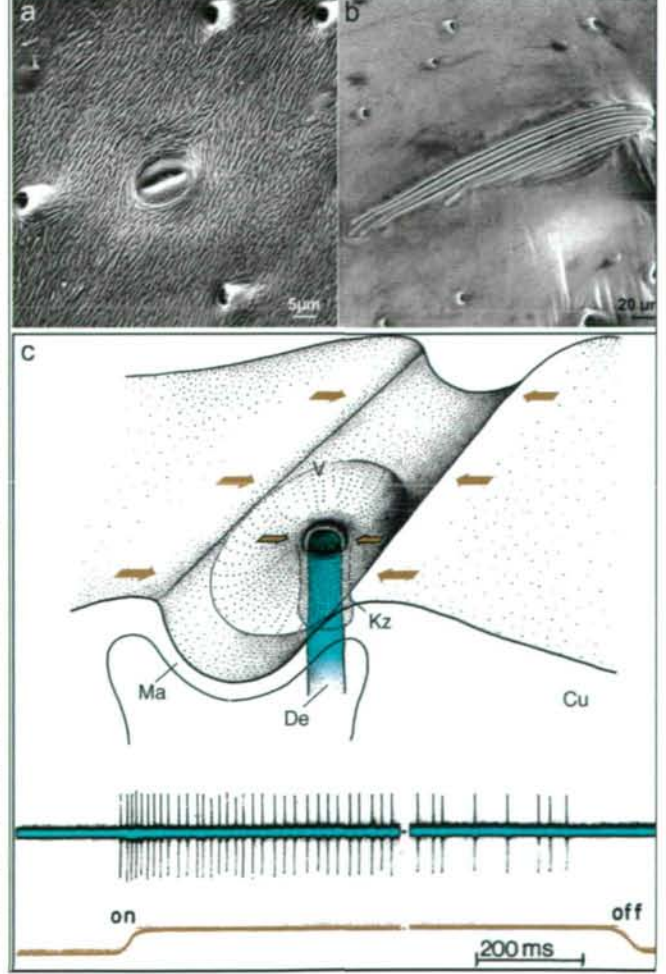


Abb. 14: Spaltsinnesorgane. Beispiel für ein einzeln stehendes Organ auf der Patella (a) und für ein lyraförmiges Organ (b) auf der Tibia eines Laufbeins (*Cupiennius salei*). Schema zur Wirkungsweise (c): die an der Deckmembran des Spaltes endende Sinneszelle wird durch Kompression des Spaltes (Pfeile) erregt. Das Registrierbeispiel zeigt die Impulsantwort auf einen solchen Kompressionsreiz (Reizverlauf siehe braune Kurve). Cu = Cuticula; De = Dendrit der Sinneszelle; Kz = Koppelungszylinder; Ma = Deckmembran; V = Vertiefung (BARTH 1976). Ein zweiter, hier nicht gezeigter Dendrit endet an der Innenseite des Spaltes.

lien nachwies. Durch Versuche, die unter anderem aus dem Verstopfen der Öffnung des Organs mit Vaseline und der nachfolgenden Beobachtung des Verhaltens bestanden, schloss BLUMENTHAL, dass es sich bei dem Tarsalorgan um einen Hygro- und Chemorezeptor handele, da sowohl die Zuwendung zu einem Wassertropfen als auch die Abwendung von stark riechenden Substanzen unterblieb.

Zur Struktur

Das Tarsalorgan liegt in Einzahl dorsal in der Mitte auf dem distalen Ende der Tarsen sowohl der Laufbeine als auch der Pedipalpen. Eine Spinne hat demnach insgesamt 10 Tarsalorgane. Auf den ersten Blick von außen könnte man ein Tarsalorgan mit dem Becher eines Trichobothriums verwechseln. Ein genauerer Blick zeigt jedoch schnell die Unterschiede (FOELIX & CHU-WANG 1973b; ANTON & TICHY 1994): Die nach oben offene, in das Exoskelett versenkte und mit Luft gefüllte Kapsel (Tiefe ca. 12 µm, Länge ca. 18 µm) enthält an ihrem Boden 6 bis 7 so genannte tip-pore Sensillen, die wie Warzen wenige µm weit kegelförmig in das Lumen hineinragen (Abb. 12). Die Dendrite der zu jedem Sensillum gehörigen Sinneszellen (zumeist 3) enden unverzweigt in der den Namen gebenden Pore an der Sensillenspitze (tip-pore sensilla). Aus der Struktur des Tarsalorgans lässt sich allerdings nicht leicht auf seine wirkliche Funktion schließen. Dazu bedarf es der Elektrophysiologie.

Zur Funktion

Das Resultat solcher Versuche an *Cupiennius salei* in unserem Wiener Labor (EHN & TICHY 1994, 1996a, b): Man findet Zellen, die auf Feuchtigkeit, auf Trockenheit, bzw. auf Erwärmung ansprechen. Das Tarsalorgan ist demnach mit Sicherheit ein Hygro- und Thermorezeptor. Etwas unklarer ist bis heute eine mögliche chemorezeptive Funktion des Tarsalorgans. Der Grund: Die Feuchtezellen, nicht jedoch die Wärmezellen, antworten auch auf einige für unsere eigene Empfindung stinkende und aggressive Geruchsstoffe wie Ammoniumhydroxid, Amine und Essigsäure, auch auf verwesendes Fleisch und Schabengeruch. Es ist unklar, wie relevant diese Geruchsempfindlichkeit für die Spinne wirklich

ist. Eine Antwort können nur sorgfältige Verhaltensversuche geben. Möglicherweise hilft dabei eine am Rande gemachte Beobachtung weiter: *Cupiennius*, die wir auf zahlreichen Forschungsreisen in ihrer mittelamerikanischen Heimat beobachtet haben, war immer wieder in geruchsbelasteten Toilettenhäuschen zu finden. Primär angelockt von den Gerüchen oder von den von den Gerüchen angelockten Beuteinsekten?

Dass Information über die Luftfeuchtigkeit für viele Spinnen wichtig ist, steht außer Zweifel. Gerade bei *Cupiennius* sind die Abhängigkeit der Evaporationsrate von der Luftfeuchtigkeit und die Gefahr des letalen Wasserverlustes groß. Daraus erklärt sich eine Reihe von Verhaltensweisen wie zum Beispiel das Aufsuchen eines Schlupfwinkels während des Tages (BARTH 2001). Dem Antwortverhalten einzelner Feuchtezellen (Erhöhung der Antwort bei Zunahme der relativen Luftfeuchte) und Trockenzellen (Erhöhung der Antwort bei Erniedrigung der relativen Luftfeuchte) zufolge, können die Rezeptoren Feuchtesprünge von etwa 10% auflösen (Abb. 13). Das entsprechende Auflösungsvermögen der Wärmezelle beträgt ca. 0,4 °C bei raschen Temperatursprüngen. Wie viele andere Sensoren auch, beantwortet die Wärmezelle die Änderung der Außentemperatur viel stärker als die Momentantemperatur. Es kommt also ganz besonders auf die Änderungsgeschwindigkeit an (EHN & TICHY 1996b).

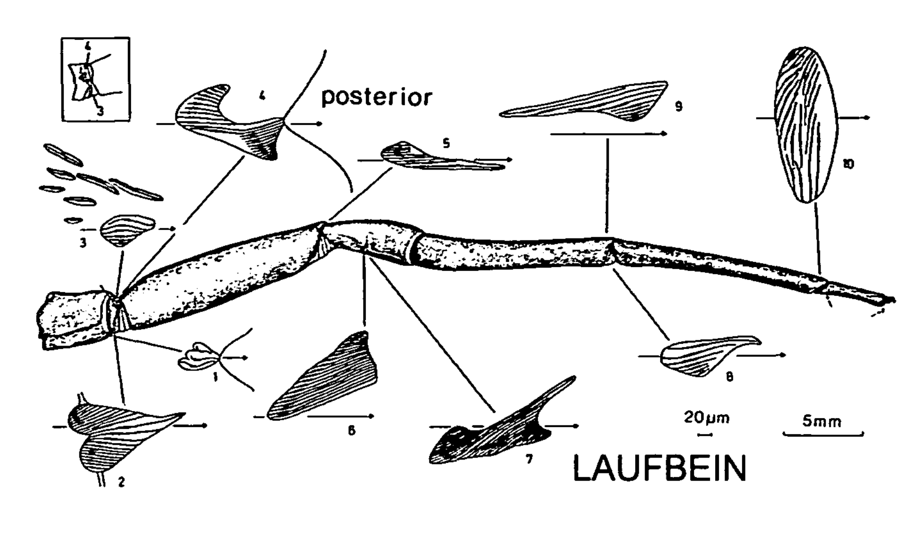
Die Temperaturempfindlichkeit und die Feuchtigkeitsempfindlichkeit des ganzen Tieres hängen nicht allein von der Empfindlichkeit einzelner Sinneszellen ab. Eine wesentliche Rolle spielen zudem die Gesamtzahl der einer bestimmten Wahrnehmung dienenden Sinneszellen und deren Verschaltung im zentralen Nervensystem. Die enge Vergesellschaftung von Hygro- und Thermorezeptoren im Tarsalorgan macht insbesondere bei Betrachtung der Ökologie Sinn. Die Wichtigkeit, das Verhalten auf die Umgebungstemperatur einzustellen, ergibt sich am ehesten aus deren engem physikalischen Zusammenhang mit der relativen Luftfeuchte. Auch bei Insekten bilden Feuchtezellen zusammen mit einer Trockenzelle und einer Kältezelle eine charakteristische Triade (ALTNER & LOFTUS 1985).

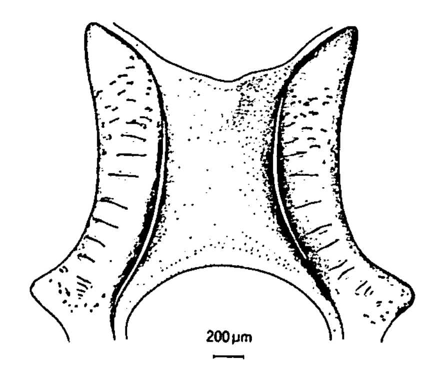
Spaltsinnesorgane – biologische Dehnungsmesser im Skelett

Spinnen gehören zu den Arthropoden. Sie teilen mit diesen das cuticulare Außenskelett, das nicht nur dem Schutz der Tiere und als Hebelsystem zur Fortbewegung dient, sondern auch wichtige sensorische Funktionen hat. Zum einen trägt das Exoskelett an seiner Außenseite, also da, wo das Tier mit seiner Umwelt in Kontakt tritt, eine Fülle von Sinnesorganen wie Trichobothrien und Tasthaare. Zum anderen ist das Skelett selbst eine den Reiz leitende und transformierende Struktur, deren eigene mechanische Belastung von einem komplexen System von so genannten Spaltsinnesorganen registriert wird (Abb. 14a, b). Wir müssen annehmen, dass sich die Spinnen mit Hilfe der Spaltsinnesorgane ein detailliertes Bild von den mechanischen Zuständen ihres Außenskelettes machen. Ein Skelettsinn also, der uns vollkommen fehlt! Bei anderen Arthropoden, insbesondere Insekten, gibt es in Form der campaniformen Sensillen Ähnliches, jedoch scheinen die Spinnen über eine ganz besonders hoch entwickelte Form eines solchen Skelettsinnes zu verfügen.

Der adäquate Reiz

Die für diese biologischen Dehnungsmesser adäquaten Reize entstehen durch die mechanische Belastung des Skeletts. Diese wiederum resultiert aus der Kontraktion von Muskeln und der Erhöhung des Hämolymphdruckes, der bei Spinnen für die hydraulische Streckung einiger Beingelenke eingesetzt wird. Zudem werden Spaltsensillen durch von außen kommende Ereignisse wie Vibrationen der Unterlage gereizt. In all diesen Fällen hat die Krafteinwirkung winzige Verformungen im cuticularen Skelett zur Folge. Diese nun vermögen die Spaltsinnesorgane zu registrieren. Genauer gesagt: Sie reagieren auf eine Kompression des Spaltes (Abb. 14c) und ihre reizleitenden und reiztransformierenden Strukturen sind so gebaut und angeordnet, dass der aus der Skelettbelastung entstehende und zunächst recht diffuse Reiz auf etwa 1 μm^2 des Dendriten einer Sinneszelle fokussiert wird. Diese inseriert an der feinen, nur ca. 0,25 µm dicken Membran, welche den Spalt in der Cuticula bedeckt. Biomechanische





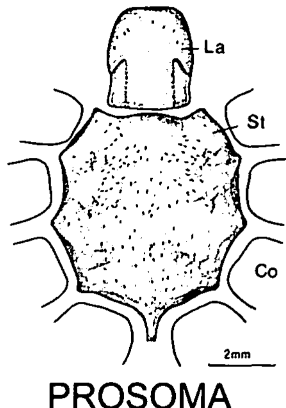


Abb. 15: Zum Vorkommen der Spaltsinnesorgane im cuticularen Außenskelett einer Jagdspinne (*Cupiennius salei*), beispielhaft gezeigt anhand der Hinterseite eines Laufbeins, des Petiolus und der Ventralseite (St = Sternum; Co = Coxa; La = Labium) des Prosomas (BARTH & LIBERA 1970).

Messungen und elektrophysiologische Untersuchungen an den Sinneszellen haben ergeben, dass die Spinnen mit den Spaltsinnesorganen über ein weiteres extrem empfindliches Sensorsystem verfügen (BLICKHAN & BARTH 1985; Zusammenfassung: BARTH 2001). Die Dehnungen (eine dimensionslose Größe), wie sie zum Beispiel in der Tibia der Laufbeine während ruhigen Laufens auftreten, liegen im Bereich von 20 µε. Dieser Wert besagt, dass sich die Ausgangslänge l_0 eines Stückes Material um 20 Millionstel verändert, also zum Beispiel 1 Meter um 20 Tausendstel eines Millimeters. Während schneller Läufe liegen die Werte mit bis zu etwa 120 µε höher. Spaltsinnesorgane werden von solchen Dehnungen überschwellig gereizt, sofern die Dehnung eine negative ist, also die Spalte komprimiert. Die nur zwischen 1 und 2 µm breiten Spalte der Spaltsinnesorgane senden bereits dann Aktionspotenziale zum Zentralnervensystem, wenn sie nur um wenige Ångstöm Einheiten, also Hundertmillionstel Zentimeter komprimiert werden. Die dafür verantwortlichen Muskelkräfte liegen in der Größenordnung von 200 mN. Die für die hydraulische Streckung des Tibia-Metatarsus-Gelenks eingesetzten Hämolymphdrucke betragen rund 5 kPa, bei schnellen Läufen und Sprüngen bis zu erstaunlichen 50 kPa (BLICKHAN & BARTH 1985). Unter bestimmten Voraussetzungen reichen am Gelenk eine Auslenkung von 0,006° und eine Kraft von ca. 40 µN, um nahe gelegene lyraförmige Organe zu reizen (BARTH 1985).

Vorkommen und Anordnung

Spaltsinnesorgane sind eine Eigenart der Arachniden. Sie wurden erstmals von Philip BERTKAU (1878) vor 125 Jahren beschrieben. Inzwischen existieren mehrere Untersuchungen, die zusammenfassend zeigen, dass die Ausstattung mit Spaltsinnesorganen bei Spinnen unterschiedlicher Art und Lebensweise sehr ähnlich ist. Besonders gründlich ist die Jagdspinne *Cupiennius salei* untersucht (BARTH & LIBERA 1970). Sie besitzt ca. 3300 Spalte in ihrem Außenskelett (Abb. 15). 86 Prozent davon finden sich auf den Beinen und Pedipalpen. Am Hinterleib hat *Cupiennius* 96 Spaltsensillen. Während die Ausstattung unter den verschiedenen bisher untersuchten Spinnen sehr ähnlich ist, unterscheiden sich andere Arachniden wie Skorpione, Geißelspinnen, Geißelskorpione und Weberknechte zum Teil erheblich von diesen (BARTH & WADEPUHL 1975, BARTH & STAGL 1976). Sie sind spärlicher ausgestattet. Ein Beispiel: Während *Cupiennius* auf einem Laufbein 352 Spalte hat, sind es bei Geißelspinnen (Amblypygi) und Weberknechten (Opiliones) nur 58 bzw. 45.

Spaltsinnesorgane treten in unterschiedlichen Konfigurationen auf, als einzeln stehende so genannte Einzelspalte, als lose Gruppen von Spalten und, am auffälligsten, als so genannte lyraförmige Organe, die sich durch eine eng parallele Anordnung von bis zu 30 Spalten auszeichnen (Abb. 14a, b). Etwa die Hälfte aller Spalte (*Cupiennius salei*) bilden zusammen 144 solcher lyraförmiger Organe. Diese liegen sämtlich auf den Extremitäten, besonders auf den Laufbeinen und Pedipalpen, aber auch auf den Spinnwarzen und Chelizeren. Während die Einzelspalte weit verstreut in der Cuticula liegen, zeichnen sich die meisten lyraförmigen Organe durch ihre Nähe zu

Gelenken aus. Auf den Laufbeinen, wo sich die meisten Spalte finden, fällt eine Orientierung parallel zur Beinlängsachse auf.

Lage und Anordnung folgen in erheblichem Umfang mechanischen Gesetzmäßigkeiten. Einerseits werden die Spalte aufgrund ihrer Längserstreckung am leichtesten durch Kräfte komprimiert, die etwa senkrecht auf ihrer Längsachse stehen. Andererseits verlaufen zum Beispiel über einen Gelenkhöcker oder eine Muskelansatzstelle eingeleitete Kräfte und die daraus resultierenden Dehnungen nicht diffus in der Cuticula, sondern folgen ganz bestimmten Bahnen (Trajektorien), die für eine bestimmte Stelle im Skelett bei einer bestimmten Belastungsform charakteristisch sind. Schaut man mit dem entsprechenden „mechanischen" Blick auf das Skelett einer Spinne, dann werden einige Regeln sichtbar, welche die Raffinesse des Systems erahnen lassen. (i) Besonders leicht verständlich ist die Häufung der Spaltsinnesorgane auf den proximalen (dem Prosoma nahen) Abschnitten der Beine. Diese Häufung erscheint sinnvoll, da hier auch die beim Laufen für die Stemmphase verantwortliche Muskulatur konzentriert vorliegt. (ii) Einzelspalte liegen auf den Beinen oftmals nahe bei Muskelansatzstellen, über die Biegekräfte ins Skelett gelangen. (iii) Schließlich liegen die lyraförmigen Organe nahe bei Gelenken, wo Kräfte über die kleinen Flächen der Gelenkhöcker oder Scharniere von einem Segment auf das andere übertragen werden. Typischerweise liegen sie lateral und ihre Spalte verlaufen annähernd parallel zur Beinlängsachse. Für das Tibia-Metatarsus-Gelenk existieren Messungen, die zeigen, dass die Orientierung der Organe bezüglich der natürlichen Belastung über den Gelenkhöcker bestens zur Vorstellung größter mechanischer Empfindlichkeit passt: Bei Kontraktion der Beugemuskeln sind die im Organareal vorliegenden Dehnungen negativ (wodurch es zur Kompression kommt) und verlaufen angenähert senkrecht zu den Spalten (BARTH & PICKELMANN 1975, BLICKHAN & BARTH 1985). (iv) Mikromechanisch raffiniert sind offensichtlich nicht nur die Lage und Ausrichtung der Spalte im Skelett, sondern auch ihre ganz unterschiedlichen und zum Teil geradezu skurril anmutenden Zusammenstellungen zu lyraförmigen Organen. In einem solchen Verbund unterscheiden sich die Schwellen der einzelnen Spalte und auch ihre Arbeitsbereiche, so dass ein lyraförmiges Organ gegenüber einem einzeln stehenden Spalt auf eine größere Bandbreite von Reizstärken antwortet und insbesondere auch den Bereich großer Unterschiedsempfindlichkeit erweitert. Hinzu kommen spezielle Muster der Richtungsempfindlichkeit der Spalte in einem Organ und andere Feinheiten, die auf besondere Anordnungsmuster der Spalte zurückzuführen sind und keinen Zweifel daran lassen, dass die lange Geschichte der Evolution hier etwas physikalisch und biologisch sehr Bemerkenswertes hervorgebracht hat (Zusammenfassung: BARTH 2001).

Der an den zellulären Mechanismen der Rezeptorerregung Interessierte sei auf die Publikationen zu den Sinneszellen eines patellaren lyraförmigen Organs von *Cupiennius salei* verwiesen (SEYFARTH & FRENCH 1994, Zusammenfassung: FRENCH et al. 2002).

Bedeutung im Verhalten

Bezüglich der Rolle der Spaltsinnesorgane im Verhalten liegt es nahe, besonders an die Fortbewegung der Spinnen zu denken. In der Tat ist für einige lyraförmige Organe die Reizung während bestimmter Schrittphasen direkt nachgewiesen (BLICKHAN & BARTH 1985). Allerdings bleiben die normalen rhythmischen Beinbewegungen überraschenderweise erhalten, wenn man lyraförmige Organe auf den Beinen ausschaltet. Sogar nach totaler Durchtrennung der beiden sensorischen Nerven am Tibia-Metatarsus-Gelenk bleibt der Gebrauch der betroffenen Beine oftmals normal. Diese und andere Versuche sprechen für eine Dominanz zentralnervöser Programme beim Laufen, oder aber für eine Redundanz in der Sensorik (SEYFARTH 1985). Deutliche Effekte findet man hingegen, wenn man nicht die Normalität der Laufbewegung untersucht, sondern fragt, ob lyraförmige Organe an der Auslösung von **Beinreflexen** beteiligt sind. Sie sind es! Allerdings wiederum auf eine kompliziertere Weise als erwartet. Widerstandsreflexe, die von außen einem Gelenk aufgezwungenen Bewegungen entgegenwirken, blieben nach Ausschaltung aller äußeren Propriorezeptoren, also aller Haarsensillen und lyraförmigen Organe, erhalten, verschwanden aber nach

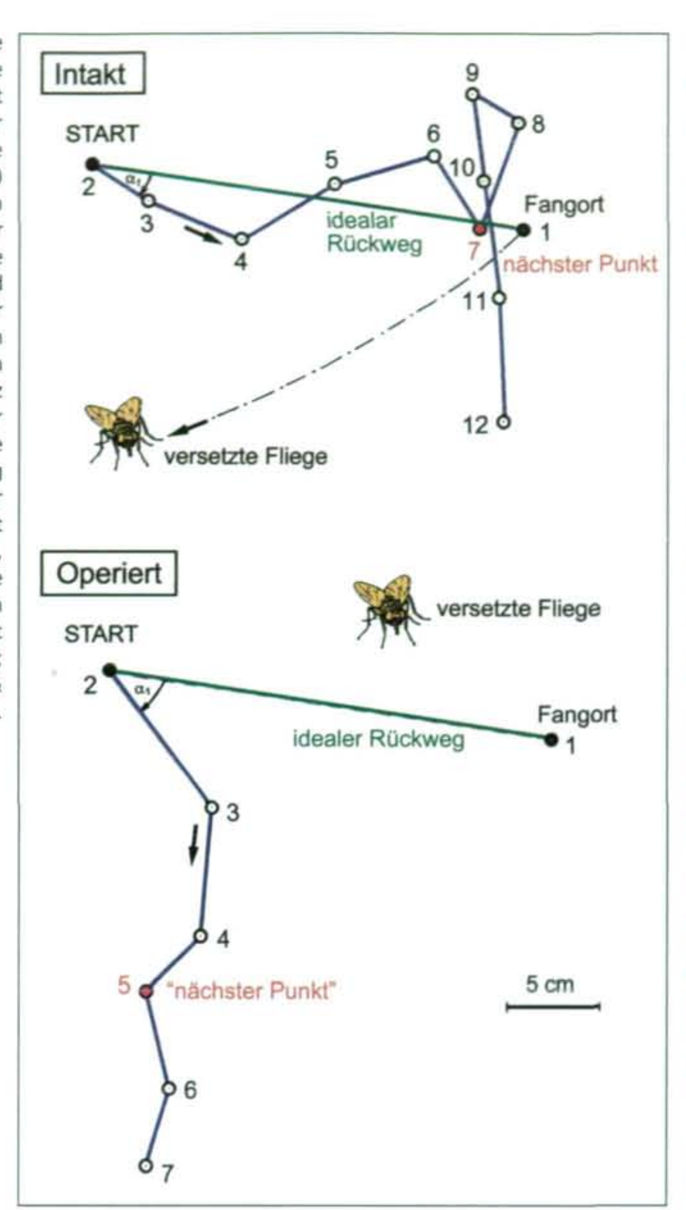


Abb. 16: Kinästhetische Orientierung ohne äußere Wegmarken mit Hilfe gespeicherter Information. Die Spinne (*Cupiennius salei*) wurde in diesem Versuch zu einer surrenden Fliege gelockt (Fangort) und dann von dieser getrennt und zum „Start" vertrieben. Von dort aus kehrt sie trotz des Ausschlusses aller richtenden Außenreize und der Entfernung oder Relokalisation der Fliege zum Fangort zurück („intakt"), solange nicht ihre tibialen lyraförmigen Organe ausgeschaltet sind („operiert"); vgl. Text (SEYFARTH & BARTH 1972).

der Ausschaltung der internen Gelenkrezeptoren, das heißt derjenigen Sinneszellen, deren Endigungen unter der weichen Gelenkmembran liegen und die Stellung eines Gelenkes, seine Bewegung und deren Geschwindigkeit anzeigen (RATHMAYER 1967, RATHMAYER & KOOPMANN 1970; FOELIX & CHOMS 1979; SEYFARTH & PFLÜGER 1984, SEYFARTH et al. 1985). Anders die so genannten synergistischen Reflexe, durch welche eine von außen aufgezwungene Bewegung am Gelenk durch eine Art Ausweichmanöver unterstützt wird! Sie fallen aus, wenn die bei der entsprechenden Bewegung gereizten lyraförmigen Organe ausgeschaltet sind (SEYFARTH 1978).

Bei der so genannten **Kinästhetischen Orientierung** zeigte sich die Beteiligung von lyraförmigen Organen der Laufbeine überraschend deutlich (Abb. 16). Kurz gesagt geht es dabei darum, dass die Spinne trotz der Ausschaltung von visueller, chemorezeptiver, vibratorischer, taktiler und Luftströmungsreizung zu einem Beutefangort zurückfindet, an dem sie ihr Opfer verloren oder der Experimentator es ihr genommen hat. Sie läuft dorthin auch ohne die Hilfe eines bei der Vertreibung gesponnenen Sicherheitsfadens zurück und auch nach Entfernung des Beutetieres aus der Versuchsarena. Was liegt dieser bemerkenswerten Leistung zugrunde? Wenn man von kinästhetischer Orientierung spricht, ist damit eine Orientierungsweise gemeint, zu der ein Tier nicht äußere Weg- und Orientierungsmarken benützt, sondern gespeicherte Information über vorausgegangene Bewegungsfolgen. Die Spinne weiß offenbar, welchen Weg sie vom Beutefangort zum Vertreibungsort gelaufen ist und benützt diese Kenntnis zur Gestaltung ihres Rückweges. Auch beim Zurückfinden in einen Schlupfwinkel oder beim Wiederauffinden eines verloren gegangenen Kokons spielt diese Art der Orientierung eine Rolle (*Pardosa amentata*, Lycosidae; GÖRNER & ZEPPENFELD 1980). Besonders intensiv wurde sie im Zusammenhang mit der Orientierung und dem Heimfindevermögen der Trichterspinne *Agelena labyrinthica* (Agelenidae) untersucht (GÖRNER & CLAAS 1985; MITTELSTAEDT 1985). Extremleistungen der Wegintegration, die vermutlich ebenfalls hier einzuordnen sind, wurden kürzlich für die „White Lady Spider" bekannt (*Leucorchestris arenicola*, Sparassidae). Dies ist eine große (Beinspannweite bis 14 cm), in der Namib-Wüste beheimatete Spinne. Deren Männchen unternehmen auf der Suche nach Weibchen nächtliche (typischerweise bei Neumond!) Exkursionen von über hundert Metern. Von diesen kehren sie mehr oder weniger geradlinig zum Ausgangspunkt zurück, einem kleinen röhrenförmigen Bau in der scheinbar strukturlosen Wüste (HENSCHEL 2002; NOERGAARD et al. 2003).

Durch die Ausschaltung von lyraförmigen Organen auf Femur und Tibia der Laufbeine konnte erstmals die Beteiligung identifizierter Sensoren an der kinästhetischen Orientierung direkt nachgewiesen werden (SEYFARTH & BARTH 1972; GÖRNER & ZEPPENFELD 1980). Die Ausschaltung der

Sensoren führte zur Veränderung von drei Parametern (SEYFARTH & BARTH 1972). (i) Gegenüber den intakten Tieren, die sehr gezielt in Richtung Beutefangort loslaufen (Abweichung vom Idealwinkel nur 2°), streuen die Startwinkel bei operierten Tieren deutlich stärker. (ii) Während sich intakte Tiere dem Beutefangort im Mittel bis auf 5 cm nähern und 95 % der Läufe im Sinne des Ankommens am Ziel erfolgreich sind, sind es bei operierten Tieren in Abhängigkeit von den ausgeschalteten lyraförmigen Organen nur 20 % bis 33 %. (iii) Schließlich unterscheiden sich die von intakten und operierten Tieren gelaufenen Wege. Die Abweichungen von der Zielrichtung und damit der Umweg sind nach Organausschaltung 4- bis 5- mal größer als zuvor. Wenn die Spinnen in der Nähe des „vermuteten" Beutefangorts angekommen sind und das Objekt ihrer Begierde nicht mehr da ist, beginnen sie, Suchschleifen zu laufen (Abb. 16). Diese Suchschleifen sprechen dafür, dass die Tiere nicht nur die Richtung, sondern auch die Entfernung ihres Zieles richtig einschätzen können. Nach Ausschaltung der lyraförmigen Organe von Tibia und Femur ist diese Fähigkeit zwar geschwächt, aber noch immer nachweisbar (SEYFARTH et al. 1982).

Wie gekonnt die Spinnen mit der beim Laufen gespeicherten Information umgehen können, zeigt folgender Befund. Vertreibt man die Spinnen im Experiment auf Umwegen vom Beutefangort zum Startort, dann laufen sie nicht etwa diesen Umweg zum Beutefangort zurück, sondern wesentlich geradliniger. Sie nehmen gewissermaßen die energiesparende Abkürzung, die nur unwesentlich länger als der ideale Rückweg ist. Operierte Tiere kompensieren Umwege wesentlich schlechter als intakte oder gar nicht. Das kontinuierliche Integrieren der Information über die zurückgelegte Laufstrecke und das Bilden eines mittleren Vektors ist nicht nur von Spinnen, sondern auch von anderen Arthropoden wie Ameisen, Bienen und Krabben bekannt. Die Information über die Strecke und den Winkel des zurückgelegten Weges mag dabei von ganz unterschiedlichen Quellen kommen (GÖRNER & CLAAS 1985; MITTELSTAEDT 1985; WEHNER & WEHNER 1990).

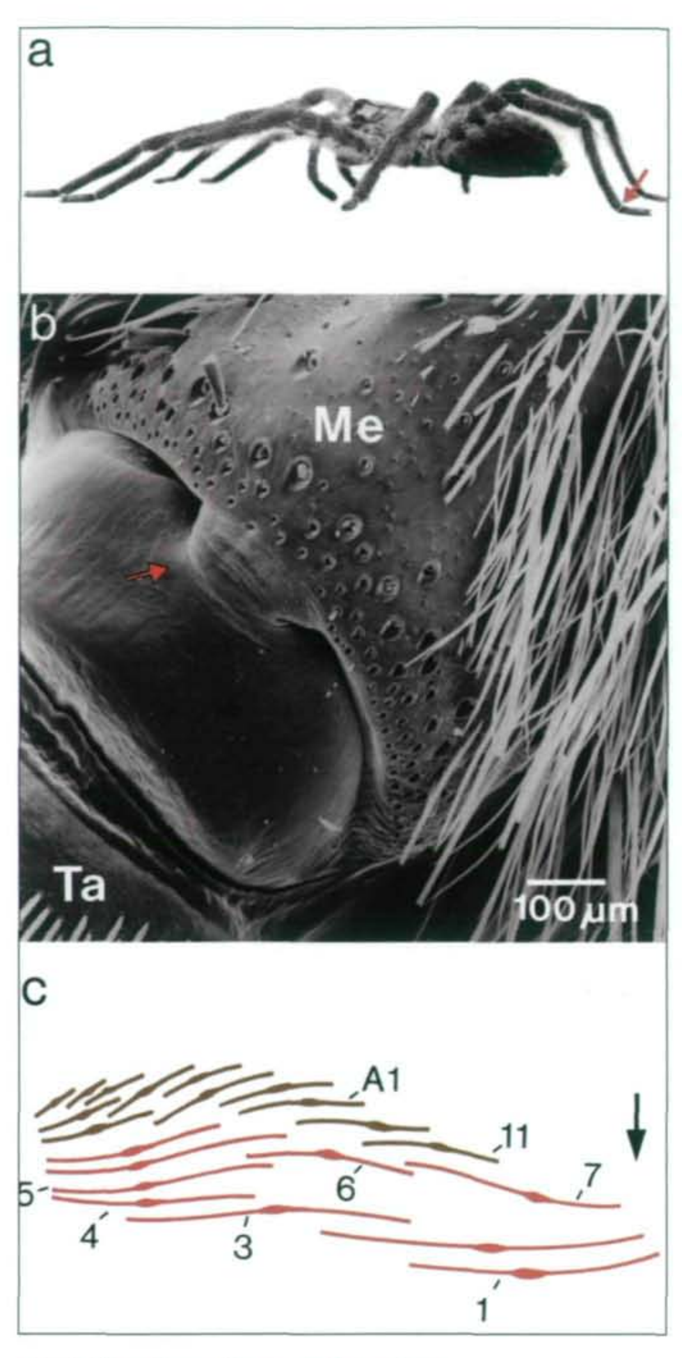


Abb. 17: Das wichtigste Vibrationssinnesorgan von Spinnen ist das Metatarsalorgan, ein lyraförmiges Spaltsinnesorgan, das dorsal nahe dem Ende der Metatarsen aller Laufbeine liegt.
a: Lage am Bein (Pfeil) (Foto: E.-A. SEYFARTH);
b: Aufsicht auf das distale Ende des Metatarsus (Me; Ta = Tarsus) mit dem Sinnesorgan (Pfeil);
c: die Anordnung der Spalte im Organ; der Pfeil zeigt in Richtung Beinspitze (BARTH 2001).

Der Vibrationssinn – oder: eine Welt voller Vibrationen

Die meisten Spinnen leben in einer Welt voller Vibrationen. Jeder Naturliebhaber weiß, dass man eine Kreuzspinne mit einem zitternden Grashalm in die Peripherie ihres Netzes locken kann. So leicht lässt sich das Zittern einer ins Netz gegangenen Fliege nachahmen. Obgleich die Bedeutung des Vibrationssinnes für uns bei Netzspinnen am offenkundigsten ist, spielt dieser auch bei denjenigen Spinnen eine dominante Rolle, die als Jagdspinnen auf Pflanzen oder gar auf der Wasseroberfläche leben.

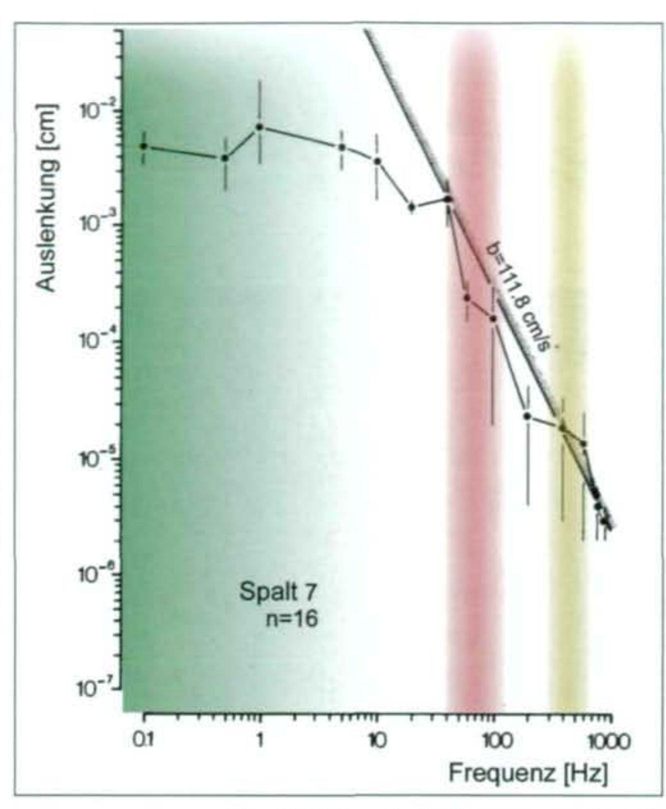


Abb. 18: Typische Schwellenkurve eines Spaltes des Metatarsalorgans, bestimmt als diejenige Auslenkung des Tarsus, die gerade zu einer Impulsantwort führt. Bei Frequenzen ab ca. 40 Hz folgt die Schwellenkurve konstanter Beschleunigung b. Charakteristische Frequenzbereiche der in der Umwelt von *Cupiennius* wesentlichen Vibrationsreize sind durch die farbigen Balken angedeutet (vgl. Abb. 19) (nach Barth & Geethabali 1982).

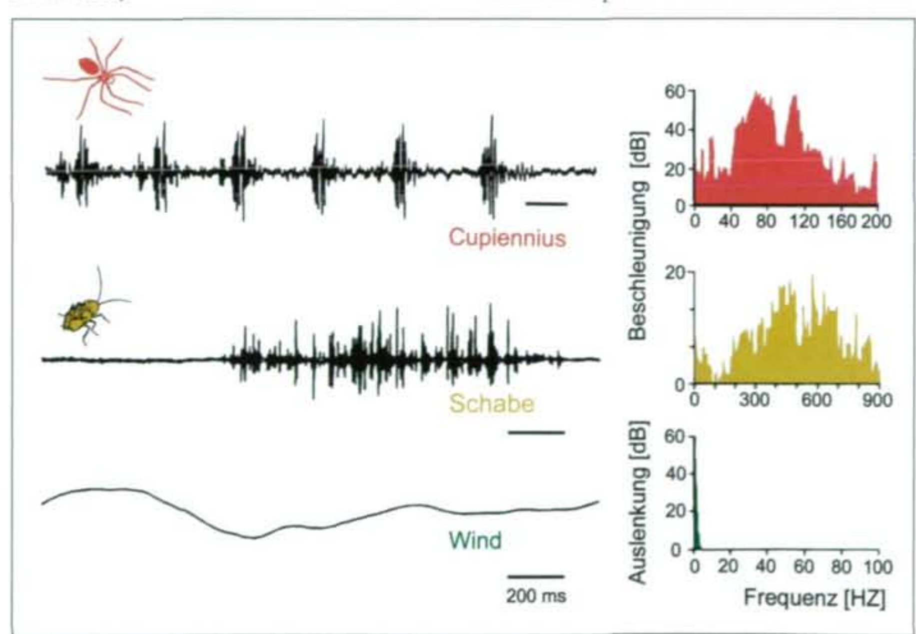
Aus Verhaltensbeobachtungen ergibt sich schnell, dass der Vibrationssinn hoch entwickelt sein muss. Wenn wir versuchen, ein wenig in die für unser Erleben fremde Welt der Vibrationen von Spinnen einzudringen, müssen wir zunächst einmal die Vibrationsrezeptoren genauer anschauen.

Das Sinnesorgan

Die erste Frage lautet also: Wie sind die Vibrationsrezeptoren gebaut und wo sind sie zu finden? Spinnen besitzen mehrere vibrationsempfindliche Sensoren. Der auffälligste und empfindlichste unter ihnen ist das so genannte Metatarsalorgan (Abb. 17). Dies ist ein lyraförmiges Organ, dessen Spalte dorsal in der Mitte am Ende des Metatarsus, also des vorletzten Gliedes des Spinnenbeins liegen. Die Zahl dieser Spalte variiert von Art zu Art erheblich. Bei der Springspinne *Salticus scenicus* sind es nur 11, bei der Kugelspinne *Achaearanea tepidariorum* gar nur 8 bis 10. Bei *Tegenaria atrica* (= *T. larva*, Agelenidae) sind es 16, und bei der Sektorspinne *Zygiella x-notata* (Araneidae) sowie der großen *Nephila clavipes* (Araneidae) 20. Bei *Cupiennius salei* und auch bei der Vogelspinne *Aphonopelma chalcodes* (Theraphosidae) besteht das Metatarsalorgan aus 21 Spalten, der größten bisher bekannten Zahl (van de Roemer 1980; Barth 2001). Unabhängig von der Zahl der Spalte folgt deren Anordnung stets dem gleichen Grundmuster, so dass sich zumindest die größeren unter den 20 bis ca. 120 µm langen Spalten immer wieder individuell identifizieren lassen. Das Wichtigste: Die Spalte verlaufen angenähert senkrecht zur Beinlängsachse. Durch diese Eigenart und die für ein lyraförmiges Organ ungewöhnliche dorsale Lage kommt es immer dann zu einer reizwirksamen Kompression des Organs, wenn der Tarsus sich infolge der Vibration des Substrats auf und ab bewegt und dabei sein proximales Ende gegen das distale Ende des Metatarsus drückt. Ein funktionell wichtiges Detail ist eine tiefe Rinne in der Cuticula, die das Metatarsalorgan gleichsam überbrückt (Abb. 17b). Dadurch erhöht sich einerseits seine Verformbarkeit, andererseits nimmt es dadurch die über den Tarsus eingeleiteten Kräfte quasi punktförmig bzw. kleinflächig auf.

Physiologisch verhalten sich die Spalte der Metatarsalorgane wie Hochpassfilter. Sie sind für niedrige Frequenzen bis zu etwa 40 Hz (oftmals weniger) unempfindlich (Auslenkung des Tarsus an der Schwelle etwa 10^{-3} bis 10^{-2} cm). Zu höheren Frequenzen hin steigt ihre Empfindlichkeit jedoch um mehrere Zehnerpotenzen steil an (Schwellenauslenkung bei 1 kHz ca. 10^{-6} bis 10^{-7} cm) (Abb. 18). Interessanterweise ist das Metatarsalorgan für breitbandige „natürliche" Reize deutlich (um ca. 10 dB, also einen Faktor von 3,16) empfindlicher als für reine

Abb. 19: Auf den Sitzpflanzen von *Cupiennius salei* im natürlichen Lebensraum gemessene Vibrationen; links Oszillogramme, rechts Frequenzspektren. Von oben nach unten: (i) vibratorische Balzsignale eines Männchens, (ii) die von einer auf der Pflanze herumlaufenden Schabe ausgelösten Vibrationen, sowie (iii) durch Wind verursachte Vibrationen (nach Barth 1986).



Sinusschwingungen. Ähnlich verhalten sich die nachgeschalteten Neurone im Zentralen Nervensystem. Aus dem Verlauf der Schwellenkurve ist zu schließen, dass die Schwellenauslenkung des Tarsus und damit die Schwellenempfindlichkeit der Spalte bei niedrigen Frequenzen konstanter Auslenkung folgt, bei höheren Frequenzen jedoch konstanter Beschleunigung (kleinste Werte bei 0,02 cm/s²) (Abb. 18). Die verschiedenen Spalte des Metatarsalorgans sind nicht auf enge unterschiedliche Frequenzbereiche abgestimmt. Die Fähigkeit zur Frequenzunterscheidung, wie sie aus Verhaltensversuchen hervorgeht, ist zum Beispiel dadurch denkbar, dass nachgeschaltete Neurone das von mehreren Spalten gebildete Erregungsmuster analysieren, also die trotz genereller Übereinstimmung des Schwellenkurvenverlaufs bestehenden feineren Unterschiede in der Empfindlichkeit für bestimmte Frequenzen nutzen.

Ein Vergleich von Vertretern verschiedener Ökotypen von Spinnen zeigt etwas überraschend eine große Ähnlichkeit der Schwellenkurven der Spalte ihrer Metatarsalorgane. Trotz sehr unterschiedlicher Ausbreitung von Vibrationen etwa auf einer Bromelie (*Cupiennius salei*; BARTH & GEETHABALI 1982), in einem Radnetz (*Zygiella x-notata*; LIESENFELD 1961) oder auf der Wasseroberfläche (*Dolomedes triton*; BLECKMANN & BARTH 1984) findet man stets die typische Hochpasscharakteristik im Bereich biologisch wichtiger Frequenzen.

Spinnen besitzen neben dem Metatarsalorgan noch andere vibrationsempfindliche Sensoren, etwa in Form von Haarsensillen oder weiterer Spaltsensillen. Nach bisheriger Kenntnis sind diese jedoch deutlich unempfindlicher (SPECK & BARTH 1982, SPECK-HERGENRÖDER & BARTH 1988).

Sensorische Ökologie

Im Verhalten der meisten Spinnen spielen Vibrationen der Unterlage eine große Rolle. Dies gilt für Jagdspinnen (wie *Cupiennius*) ebenso wie für Netzspinnen und auf der Wasseroberfläche jagende Spinnen (wie *Dolomedes*). Vibrationen sind bei elementaren Verhaltensweisen wie dem Beutefang und der Balz von herausragender Bedeutung. Will man Spinnenverhalten verstehen, muss man diese Vibrationen genauer betrachten. Dabei geht es um ein ganzes Fragenbündel. So will man wissen, welche Signale von einem Beutetier oder dem Geschlechtspartner ausgehen und wie sie vom Sender zum Empfänger übertragen werden, wie die Spinne die für sie relevanten Vibrationen von den irrelevanten zu unterscheiden vermag, welche Reichweite ihr Vibrationssinn unter natürlichen Bedingungen hat und wie die Spinne die Richtung feststellt, aus der ein vibratorischer Reiz kommt.

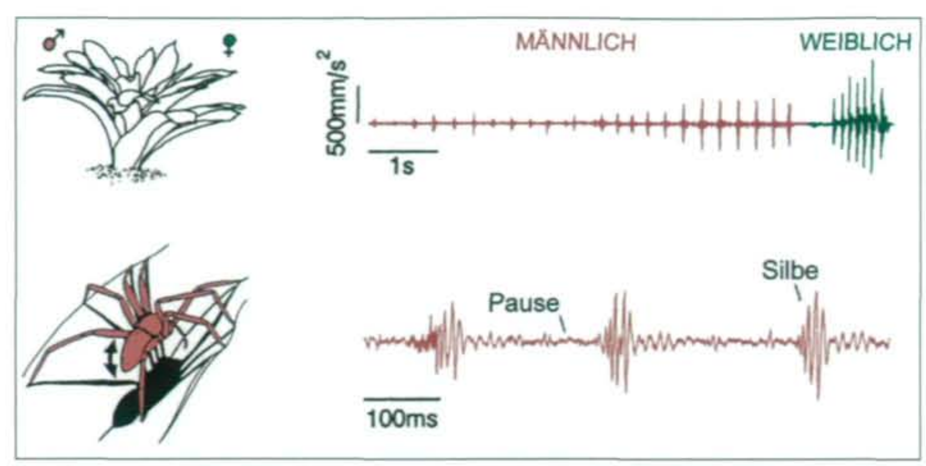


Abb. 20: Die vibratorische Balz von *C. salei* auf einer Bromelie, einer typischen Sitzpflanze (links oben). Das Männchen leitet durch ein Auf- und Abschwingen des Hinterleibs (links unten) eine Serie von vibratorischen Silben in die Pflanze ein, die einem artspezifischen Muster folgen und vom Weibchen innerhalb eines engen zeitlichen Fensters beantwortet werden (nach BARTH 1997).

Im Rahmen dieses Kapitels kann nur kurz auf diese Fragen eingegangen werden. Mehr Details findet der interessierte Leser in der Literatur (Übersichten: BARTH 1997, 1998, 2001).

Wie sich zunächst bei Messungen an den Sitzpflanzen der Jagdspinne *Cupiennius* in Mexiko zeigte, unterscheiden sich die von verschiedenen Quellen stammenden Vibrationen deutlich durch ihren Frequenzgehalt (Abb. 19). Für das zumeist durch Wind verursachte Hintergrundrauschen sind ein sehr enger Frequenzumfang und niedrige Frequenzen (Gipfel typischerweise bei 1 bis 2 Hz, meist unter 10 Hz) charakteristisch. Dagegen sind von potenzieller Beute ausgehende Vibrationen vergleichsweise breitbandig und enthalten höhere Frequenzen mit Gipfeln zwischen etwa 400 bis 900 Hz. Die Hauptfrequenzkomponente der männlichen vibratorischen Balzsignale liegt bei *Cupiennius* mit 75 bis 115 Hz (Weibchen: 20 bis 50 Hz) „zwischen Wind und Beute"; die wichtigste Eigenart der Balzsignale (zumindest des Männchens) ist ihr Aufbau aus Silben und deren Auftreten in klar strukturierten und entsprechend auffälligen zeitlichen Mustern (Abb. 20).

Auf **Pflanzen** wie den Sitzpflanzen von *Cupiennius* (Bromelien, Agaven) breiten sich die Vibrationen als Biegewellen im biologisch relevanten Frequenzbereich mit einer Dämpfung von durchschnittlich ca. 0,3 bis 0,4 dB/cm aus. Dies besagt, dass die Signalamplitude nach einer Laufstrecke von rund 18 cm auf die Hälfte ihres Ausgangswertes abgesunken ist und impliziert auch, dass unter Berücksichtigung der Signalstärke beim Sender und der Empfindlichkeit des Vibrationsrezeptors des Empfängers die Reichweite des Balzsignals und damit des Kommunikationssystems mindestens 2 m betragen sollte. Freilanduntersuchungen bestätigen diese Schätzung der Mindestentfernung. Tatsächlich liegt die im Verhalten im Biotop beobachtete Weitenmarke bei 3,80 m.

Aus diesen Daten ist zu folgern, dass trotz überraschend großer Reichweite der Vibrationssinn ein Sinn des Nahbereiches ist. Mit ihm gehen einige Vorzüge einher: (i) auch nachts einsetzbar, (ii) Vermeidung unnötigen Alarmierens von Feinden durch die geringe Reichweite und Verweildauer des Signals, (iii) keine Signalverdriftung wie bei chemischen Signalen und auch weniger diffuse Ausbreitung als bei chemischen und Luftschallsignalen.

Den **Wasseroberflächenwellen**, die zum Beispiel eine „abgestürzte" Fliege verursacht und Spinnen wie *Dolomedes* (Pisauridae) zum Beutefang veranlassen, liegen andere physikalische Phänomene zugrunde als den Biegewellen der Pflanzen. Ihre Dämpfung bei der Fortleitung ist wesentlich stärker, auch im Vergleich zu den Schwingungen in Spinnennetzen (Radnetzen). Frequenzkomponenten über ca. 200 Hz sind bereits nach einer Laufstrecke von wenigen Zentimetern verschwunden, nach 10 cm enthält das Signal praktisch keine Komponenten über 100 Hz (BLECKMANN 1994). Ähnlich wie für die oben beschriebenen Pflanzen sind auch auf der Wasseroberfläche vom Wind verursachte „Hintergrundwellen" durch niedere Frequenzen (Maximum bei wenigen Hz) und ein schmales Frequenzspektrum gekennzeichnet. Entsprechend enthalten die von Beutetieren verursachten Wellen viel höhere Frequenzen (bis ca. 150 Hz). So erkennt *Dolomedes* ein winziges Beutesignal von wenigen µm Amplitude auf einer vom Wind verursachten Welle von mehreren cm Höhe (BLECKMANN & BARTH 1984).

Schließlich das **Spinnennetz**! Es dient nicht nur dem Fang von Beute, sondern auch als erweiterter sensorischer Raum. Seine „Architektur" ist ein Kompromiss zwischen Fängigkeit und guten Stoßdämpfereigenschaften für den Aufprall fliegender Insekten einerseits und effizienter Vibrationsübertragung andererseits. Spinnennetze sind Leichtbauten: Das Netz unserer einheimischen Radnetzspinnen wiegt nur wenige Milligramm. Verschiedene Untersuchungen an Radnetzen zeigen, dass sie die für die Reizaufnahme durch die Spinnen besonders wichtigen Radien Longitudinalschwingungen besonders effektiv weiterleiten, d. h. mit einer Dämpfung, die derjenigen in den Bromelien ähnelt. Wie auf der Wasseroberfläche und den Pflanzen sind die abiotisch etwa durch Wind verursachten Netzschwingungen durch niedrige Frequenzen (meist unter 10 Hz) gekennzeichnet (MASTERS 1984a, b), die von im Netz gefangenen Insekten verursachten durch deutlich höhere. Unter den vielen unterschiedlichen Spinnennetzen gibt es zahlreiche Baumerkmale, welche der Netzbesitzerin oftmals durch raffinierte Anordnung spezieller Fäden die Anwesenheit von Beutetieren über (von diesen verursachte) Vibrationen anzeigen (BARTH 1998, 2001). Eine Goldgrube für physikalisch interessierte künftige Spinnenforscher!

Dass die Spinnen die verschiedenen Vibrationstypen an den genannten Merkmalen unterscheiden können, ist durch etliche Versuche belegt (BARTH 2001). Umgekehrt nutzen einige Spinnen diese Fähigkeit geradezu „kriminell" aus. Der Tatbestand „Diebstahl" liegt bei kleptoparasitischen Spinnen wie *Argyrodes* (Theridiidae) vor, die sich in die Netze anderer Spinnen wie *Nephila* einschleichen und bereits gefangene und gefesselte Beute stehlen (VOLLRATH 1979a, b, 1987). Offensichtlich benützen sie eine besonders bedächtige Bewegungsweise, durch die sie beuteartige Schwingungen vermeiden und so als Vibrokryptiker von der Netzeigentümerin nicht als Räuber erkannt werden. Ganz ähnlich reagiert *Cupiennius* auch im Hungerzustand nicht auf ein potenzielles Beutetier wie eine Heuschrecke, wenn diese beim Laufen die „falschen" Vibrationen ohne

die hohen, beutetypischen Frequenzkomponenten erzeugt. Bei einigen Springspinnen, besonders *Portia*, muss man geradezu von „Mord" sprechen: Arten dieser Gattung dringen mit Hilfe aggressiver vibratorischer Mimikry ins Netz anderer Spinnen ein und überwältigen diese. Die besondere Raffinesse besteht darin, dass der Eindringling nicht einfach auf sein Opfer zuläuft, sondern Vibrationssignale aussendet, die denen kleiner Beutetiere ähneln, damit die Netzspinne anlockt und sie überwältigt, sobald sie nahe genug ist (Übersicht: JACKSON & POLLARD 1996).

Orientierung zum Reiz

Wie orientieren sich die Spinnen zur Vibrationsquelle? Unabhängig davon, ob sie auf einer Pflanze, im Netz oder auf der Wasseroberfläche sitzt, wendet sich eine Spinne einem attraktiven vibratorischen Beutereiz zu. Wie weiß sie, woher der Reiz kommt?

Zur Bestimmung des Winkels zur Reizquelle kann die Spinne nach dem bisherigen Stand der Forschung drei Möglichkeiten nutzen: (i) die Kombination gereizter Beine, (ii) die Ankunftszeit des Reizes an den verschiedenen Beinen, und (iii) die Unterschiede der Reizstärke an den verschiedenen Beinen. Eine wichtige Regel scheint zu sein, dass sich eine Spinne in die Richtung dreht, in die das zuerst und/oder am stärksten gereizte Bein zeigt (HERGENRÖDER & BARTH 1983a, b). Unterschiede in der Ankommenszeit und der Reizstärke sind eine Folge der Dämpfung des Signals bei der Fortleitung und des Zeitbedarfs bei der Ausbreitung. Mit zunehmender Größe der Spinne nehmen beide Parameter zu. Kleine Spinnen müssen demnach mit kleineren Werten zurechtkommen. Ob der Zeitgradient im Spinnennetz wirklich genutzt werden kann, ist fraglich. Wegen der hohen Ausbreitungsgeschwindigkeiten der Vibrationen ist er zumindest in Radnetzen (*Nephila*: < 1 ms; LANDOLFA & BARTH 1996) vermutlich zu klein.

Vibratorische Balz

Für die Spinnen bedeutsame vibratorische Signale gehen nicht nur von Beutetieren und Räubern aus, sondern auch von Geschlechtspartnern. Vibratorische Flirts zwischen Männchen und Weibchen sind von Netzspinnen ebenso bekannt wie von Jagdspinnen und selbst von auf der Wasseroberfläche balzenden Spinnen. Neben der Trägerfrequenz ist bei den Spinnen ebenso wie bei vielen anderen Arthropoden die zeitliche Struktur des Balzsignals von herausragender Bedeutung dafür, dass der Empfänger ein Signal attraktiv findet und es einem Partner der eigenen Art zuordnen kann. Zur vibratorischen Balz von *Cupiennius* auf ihren Sitzpflanzen (Abb. 20) liegen umfangreiche Untersuchungen vor (Zusammenfassung: BARTH 2001). Elektrophysiologische Experimente haben gezeigt, dass bestimmte Spalte des Metatarsalorgans des Weibchens sehr fein auf die Signale des Männchens abgestimmt sind, und zwar sowohl bezüglich der im Freiland relevanten Signalamplituden, als auch bezüglich ihres speziellen zeitlichen Musters (Abfolge von Silben und Pausen). Nachgeschaltete Neurone im zentralen Nervensystem bilden einerseits die Mikrostruktur, andererseits die Makrostruktur der Signale ab. Trotz erster Einblicke sind die Vorgänge der Signalverarbeitung im zentralen Nervensystem noch kaum verstanden. Dies gilt auch für andere als vibratorische Reize. Die Kenntnis vieler interessanter Details zur Neuroanatomie (Zusammenfassung: BARTH 2001) wartet noch immer auf eine entsprechende Ergänzung durch gründliche und umfassende physiologische Analysen der den verschiedenen Sinnen zugehörigen zentralen Neurone.

Die Untersuchung der Balz von verschiedenen Arten der Gattung *Cupiennius* zeigte, dass die Weibchen auf die vibratorischen Signale der arteigenen Männchen 4- bis 5-mal häufiger als auf die artfremder Männchen antworten. Die vibratorische Phase der Balz spielt demnach eine große Rolle bei der reproduktiven Isolation. Die Weibchen sind hierbei das entscheidende, da sehr wählerische Geschlecht (BARTH 1997, 2001). Interessanterweise isolieren allein die ethologischen Barrieren der Balz bereits die Arten vollständig voneinander. Die in der Taxonomie der Spinnen bei der Artbestimmung so hoch bewerteten Geschlechtsorgane haben im gegebenen Kontext keine Bedeutung als artisolierender „Schloss und Schlüssel-Mechanismus"; ihre Rolle muss neu überdacht werden (EBERHARD 1985).

Schlussbemerkung

Die eingangs erwähnte bisweilen fehlende Sympathie für die Spinnen ist erfahrungsgemäss in den meisten Fällen ein recht oberflächliches Phänomen. Das Wissen um die Welt, in der die Spinnen leben, eine konkrete Vorstellung von der Andersartigkeit und dem Reichtum der Möglichkeiten ihrer Wahrnehmungen rückt auch bei anfänglichen Skeptikern das Bild der Spinnen meist rasch in ein positiveres Licht. Durch das Verständnis der Spinnen-Sinne wird Spinnenverhalten vorhersagbar und interessant und es wird auch offenkundig, weshalb sich die neurobiologische Forschung mit Gewinn dieser Tiergruppe widmet. Das Verhältnis anderer Kulturen als der unsrigen zu den Spinnen ist auch ohne den Umweg über das naturwissenschaftliche Wissen meist ausgesprochen positiv.

„In frühen Erzählungen nimmt sie (die Spinne, Anm. d. Verf.) die Position eines Kulturheros ein, das heißt einer götterähnlichen Gestalt, durch die erklärt wird, wie der Kosmos entstanden ist und woher die menschlichen Kulturgüter stammen. In der Mythologie der Goldküste war sie sogar der Schöpfer der Welt, während sie in gegenwärtigen Geschichten als Kulturheros die Sonne stiehlt oder die Gedanken des Himmelsgottes liest." B. RIEKEN: Arachne und ihre Schwestern (2003)

Dank: Mein Dank an Raphael BARTH und Margit KAINERSTORFER für die kompetente Hilfe bei der Bearbeitung der Abbildungen und an Frau Maria WIESER für wertvolle Sekretariats-Hilfe. Dem Österreichischen Forschungsfonds danke ich für die langjährige Unterstützung unserer Arbeit.

Literatur

ALTNER H. & R. LOFTUS (1985): Ultrastructure and function of insect thermo- and hygroreceptors. — Annu. Rev. Entomol. 30: 273–295.

ANTON S. & H. TICHY (1994): Hygro- and thermoreceptors in tip-pore sensilla of the tarsal organ of the spider *Cupiennius salei*: innervation and central projection. — Cell Tissue Res. 278: 399–407.

BARTH F.G. (1976): Sensory information from strains in the exoskeleton. — In: HEPBURN H.R. (Ed.): The Insect Integument. Elsevier Sci. Publ. Co., Amsterdam, Oxford, New York: 445–473.

BARTH F.G. (1985): Neuroethology of the spider vibration sense. — In: BARTH F.G. (Ed.): Neurobiology of Arachnids. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo: 203–229.

BARTH F.G. (1986): Vibrationssinn und vibratorische Umwelt von Spinnen. — Naturwissenschaften 73 (9): 519–530.

BARTH F.G. (1997): Vibratory communication in spiders: Adaptation and compromise at many levels. — In: LEHRER M. (Ed.): Orientation and Communication in Arthropods. Birkhäuser: 247–272.

BARTH F.G. (1998): The vibrational sense of spiders. — In: HOY R.R., POPPER A.N. & R.R. FAY (Eds.): Springer Handbook of Auditory Research. Comparative Hearing: Insects. Springer, New York: 228–278.

BARTH F.G. (2000): How to catch the wind: spider hairs specialized for sensing the movement of air. — Naturwissenschaften 87 (2): 51–58.

BARTH F.G. (2001): Sinne und Verhalten: aus dem Leben einer Spinne. — Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo: 1–424.

BARTH F.G. (2002a): A Spider's World. Senses and Behavior. — Springer, Berlin, Heidelberg, New York: 1–394.

BARTH F.G. (2002b): Spider Senses – technical perfection and biology. Karl VON FRISCH-Lecture. — Zoology 105: 271–285.

BARTH F.G. & H.-E. DECHANT (2003): Arthropod cuticular hairs: tactile sensors and the refinement of stimulus transformation. — In: BARTH F.G., HUMPHREY J.A.C. & T.W. SECOMB (Eds.): Sensors and Sensing in Biology and Engineering. Springer, Wien, New York: 159–171.

BARTH F.G. & GEETHABALI (1982): Spider vibration receptors. Threshold curves of individual slits in the metatarsal lyriform organ. — J. Comp. Physiol. A 148: 175–185.

BARTH F.G. & A. HÖLLER (1999): Dynamics of arthropod filiform hairs. V. The response of spider trichobothria to natural stimuli. — Phil. Trans. R. Soc. London B Biol. Sc. 354: 183–192.

BARTH F.G. & W. LIBERA (1970): Ein Atlas der Spaltsinnesorgane von *Cupiennius salei* Keys. Chelicerata (Araneae). — Z. Morph. Tiere 68: 343–369.

BARTH F.G. & H.-P. PICKELMANN (1975): Lyriform slit sense organs. Modelling an arthropod mechanoreceptor. — J. Comp. Physiol. 103: 39–54.

BARTH F.G. & J. STAGL (1976): The slit sense organs of arachnids. A comparative study of their topography on the walking legs. — Zoomorphology 86: 1–23.

BARTH F.G. & M. WADEPUHL (1975): Slit sense organs on the scorpion leg (*Androctonus australis* L., Buthidae). — J. Morph. 145 (2): 209–227.

BARTH F.G., KOMAREK St., HUMPHREY J.A.C. & B. TREIDLER (1991): Drop and swing dispersal behavior of a tropical wandering spider: experi-

ments and numerical model. — J. Comp. Physiol. A **169**: 313–322.

BARTH F.G., NAKAGAWA T. & E. EGUCHI (1993): Vision in the ctenid spider *Cupiennius salei*: spectral range and absolute sensitivity (ERG). — J. Exp. Biol. **181**: 63–79.

BARTH F.G., WASTL U., HUMPHREY J.A.C. & R. DEVARAKONDA (1993): Dynamics of arthropod filiform hairs. II. Mechanical properties of spider trichobothria (*Cupiennius salei* KEYS.). — Phil. Trans. R. Soc. London B Biol. Sc. **340**: 445–461.

BARTH F.G., HUMPHREY J.A.C., WASTL U., HALBRITTER J. & W. BRITTINGER (1995): Dynamics of arthropod filiform hairs. III. Flow patterns related to air movement detection in a spider (*Cupiennius salei* KEYS.). — Phil. Trans. R. Soc. London B Biol. Sc. **347**: 397–412.

BERTKAU Ph. (1878): Versuch einer natürlichen Anordnung der Spinnen nebst Bemerkungen an einzelnen Gattungen. — Arch. Naturgesch. **44**: 351–410.

BLECKMANN H. (1994): Reception of Hydrodynamic Stimuli in Aquatic and Semiaquatic Animals. — In: Progress in Zoology **41**, Fischer, Stuttgart Jena New York: 1–115.

BLECKMANN H. & F.G. BARTH (1984): Sensory ecology of a semi-aquatic spider (*Dolomedes triton*) II. The release of predatory behavior by water surface waves. — Behav. Ecol. Sociobiol. **14**: 303–312.

BLEST A.D. & M.F. LAND (1977): The physiological optics of *Deinopis subrufus* L. KOCH: a fish-lens in a spider. — Proc. R. Soc. London B. Biol. Sc. **196**: 198–222.

BLEST A.D., O'CARROLL D.C. & M. CARTER (1990): Comparative ultrastructure of layer 1 receptor mosaics in principal eyes of jumping spiders: the evolution of regular arrays of light guides. — Cell Tissue Res. **262**: 445–460.

BLICKHAN R. & F.G. BARTH (1985): Strains in the exoskeleton of spiders. — J. Comp. Physiol. A **157**: 115–147.

BLUMENTHAL H. (1935): Untersuchungen über das „Tarsalorgan" der Spinnen. — Z. Morphol. Ökol. Tiere **29**: 667–719.

BRITTINGER W. (1998): Trichobothrien, Medienströmung und das Verhalten von Jagdspinnen (*Cupiennius salei*, KEYS.). — Diss. Univ. Wien: 1–87.

CHRISTIAN U.H. (1971): Zur Feinstruktur der Trichobothrien der Winkelspinne *Tegenaria derhami* (SCOPOLI), (Agelenidae, Araneae). — Cytobiology **4**: 172–185.

CHRISTIAN U.H. (1972): Trichobothrien, ein Mechanorezeptor bei Spinnen. Elektronenmikroskopische Befunde bei der Winkelspinne *Tegenaria derhami* (SCOPOLI), (Agelenidae, Araneae). — Verh. Dtsch. Zool. Ges. **66**: 31–36.

CLARK D.L. & G.W. UETZ (1992): Morph-independent mate selection in a dimorphic jumping spider: demonstration of movement bias in female choice using video-controlled courtship behaviour. — Anim. Behav. **43**: 247–254.

DACKE M., NILSSON D.-E., WARRANT E.J., BLEST A.D., LAND M.F. & D.C. O'CARROLL (1999): Built-in polarizers form part of a compass organ in spiders. — Nature **401**: 470–473.

DACKE M., DOAN T.A. & D.C. O'CARROLL (2001): Polarized light detection in spiders. — J. Exp. Biol. **204**: 2481–2490.

DAHL F. (1883): Über die Hörhaare bei den Arachniden. — Zool. Anz. **6**: 267–270.

DECAE A.E. (1987): Dispersal: ballooning and other mechanisms. — In: NENTWIG W. (Ed.): Ecophysiology of Spiders. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo: 348–356.

DEVOE R.D. (1972): Dual sensitivities of cells in wolf spider eyes at ultraviolet and visible wavelengths of light. — J. Gen. Physiol. **59**: 247–269.

DECHANT H.-E., RAMMERSTORFER F.G. & F.G. BARTH (2001): Arthropod touch reception: stimulus transformation and finite element model of spider tactile hairs. — J. Comp. Physiol. A **187**: 313–322.

DREWES C.D. & R.A. BERNARD (1976): Electrophysiological responses of chemosensitive sensilla in the wolf spider. — J. Exp. Zool. **198**: 423–428.

EBERHARD W.G. (1985): Sexual Selection and Animal Genitalia. — Harvard Univ Press, Cambridge: 1–244.

ECKWEILER W. & E.-A. SEYFARTH (1988): Tactile hairs and the adjustment of body height in wandering spiders: behavior, leg reflexes, and afferent projections in the leg ganglia. — J. Comp. Physiol. A **162**: 611–621.

EHN R. & H. TICHY (1994): Hygro- and thermoreceptive tarsal organ in the spider *Cupiennius salei*. — J. Comp. Physiol. A **174**: 345–350.

EHN R. & H. TICHY (1996a): Response characteristics of a spider warm cell: temperature sensitivities and structural properties. — J. Comp. Physiol. A **178**: 537–542.

EHN R. & H. TICHY (1996b): Threshold for detecting temperature changes in a spider thermoreceptor. — J. Neurophysiol. **76**: 2608–2613.

FOELIX R.F. (1970): Chemosensitive hairs in spiders. — J. Morph. **132**: 313 – 334.

FOELIX R.F. (1985): Mechano- and chemoreceptive sensilla. — In: BARTH F.G. (Ed.): Neurobiology of Arachnids. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo: 118–137.

FOELIX R.F. (1996): Biology of Spiders. — Oxford Univ. Press, Thieme, Oxford, New York: 1–330.

FOELIX R.F. & A. CHOMS (1979): Fine structure of a spider joint-receptor and associated synapses. — Europ. J. Cell Biol. **13**: 149

FOELIX R.F. & I.-W. CHU-WANG (1973a): The morphology of spider sensilla I. Mechanoreceptors. — Tissue & Cell **5**: 451–460.

FOELIX R.F., & I.-W. CHU-WANG (1973b): The morphology of spider sensilla. II. Chemoreceptors. — Tissue & Cell **5**: 461–478.

FORSTER L. (1985): Target discrimination in jumping spiders (Araneae: Salticidae). — In: BARTH F.G. (Ed.): Neurobiology of Arachnids. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo: 249–274.

FRENCH A.S., TORKKELI P.H. & E.-A. SEYFARTH (2002): From stress and strain to spikes: mechanotransduction in spider slit sensilla. — J. Comp. Physiol. A **188**: 739–752.

FRIEDEL T. & F.G. BARTH (1997): Wind-sensitive interneurones in the spider CNS (*Cupiennius salei*). Directional information processing of sensory inputs from trichobothria on the walking legs. — J. Comp. Physiol. A **180**: 223 - 233.

GERTSCH W.J. (1979): American Spiders. 2nd ed. — Van Nostrand Reinhold, New York: 1-274.

GINGL E. (1998): Nachweis der Rezeptoren für das Kontaktpheromon an der Seide der weiblichen Jagdspinne. — Dipl.-Arb. Univ. Wien: 1–50.

GNATZY W. & K. SCHMIDT (1971): Die Feinstruktur der Sinneshaare auf den Cerci von *Gryllus bimaculatus* (Saltatoria, Gryllidae). — Z. Zellforsch. **122**: 190–209.

GNATZY W. & J. TAUTZ (1980): Ultrastructure and mechanical properties of an insect mechanoreceptor: Stimulus-transmitting structures and sensory apparatus of the cercal filiform hairs of *Gryllus*. — Cell Tissue Res. **213**: 441–463.

GÖRNER P. (1962): Die Orientierung der Trichterspinne nach polarisiertem Licht. — Z. Vergl. Physiol. **45**: 307–314.

GÖRNER P. (1965): A proposed transducing mechanism for a multiply-innervated mechanoreceptor (trichobothrium) in spiders. — Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. **30**: 69–73.

GÖRNER P. & B. CLAAS (1985): Homing behavior and orientation in the funnel-web spider, *Agelena labyrinthica* CLERCK. — In: BARTH F.G. (Ed.): Neurobiology of Arachnids. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo: 275–297.

GÖRNER P. & Ch. ZEPPENFELD (1980):The runs of *Pardosa amentata* (Araneae, Lycosidae) after removing its cocoon. — Proc. Int. Congr. Arachnol **8**: 243–248.

HARRIS D.J. & P.J. MILL (1973): The ultrastructure of chemoreceptor sensilla in *Ciniflo* (Arachnida, Araneida). — Tissue & Cell **5**: 679–689.

HARRIS D.J. & P.J. MILL (1977): Observations on the leg receptors of *Ciniflo* (Araneidae: Dictynidae). I. External mechanoreceptors. — J. Comp. Physiol. **119**: 37–54.

HELSDINGEN P.J. VAN (1965): Sexual behaviour of *Lepthyphantes leprosus* (OHL.) (Araneida, Linyphiidae), with notes on the function of the genital organs. — Zool. Meded. **41**: 15–42.

HENSCHEL J.R. (2002): Long-distance wandering and mating by the Dancing White Lady Spider (*Leucorchestris arenicola*) (Araneae, Sparassidae) across Namib Dunes. — J. Arachnol. **30**: 321–330.

HERGENRÖDER R. & F.G. BARTH (1983a): The release of attack and escape behavior by vibratory stimuli in a wandering spider (*Cupiennius salei* KEYS.). — J. Comp. Physiol. A **152**: 347–358.

HERGENRÖDER R. & F.G. BARTH (1983b): Vibratory signals and spider behavior: How do the sensory inputs from the eight legs interact in orientation? — J. Comp. Physiol. A **152**: 361–371.

HUMPHREY J.A.C. (1987): Fluid mechanic constraints on spider ballooning. — Oecologia **73**: 469–477.

HUMPHREY J.A.C., BARTH F.G. & K. VOSS (2001): The motion-sensing hairs of arthropods: using physics to understand sensory ecology and adaptive evolution. — In: BARTH F.G. & A. SCHMID (Eds.): The Ecology of Sensing. Springer, Berlin, Heidelberg, New York: 105–125.

HUMPHREY J.A.C., BARTH F.G., REED M. & A. SPAK (2003): The physics of arthropod medium-flow sensitive hairs: Biological models for artificial sensors. — In: BARTH F.G., HUMPHREY J.A.C. & T.W. SECOMB (Eds.): Sensors and Sensing in Biology and Engineering. Springer, Wien, New York: 129–144.

HUMPHREY J.A.C., DEVARAKONDA R., IGLESIAS J. & F.G. BARTH (1993): Dynamics of arthropod filiform hairs. I. Mathematical modelling of the hair and air motions. — Phil. Trans. R. Soc. London B Biol. Sc. **340**: 423–444.

JACKSON R.R. & S.D. POLLARD (1996): Predatory behavior of jumping spiders. — Annu. Rev. Entomol. **41**: 287–308.

KAPS F. & A. SCHMID (1996): Mechanism and possible behavioural relevance of retinal movements in the ctenid spider *Cupiennius salei*. — J. Exp. Biol. **199**: 2451–2458.

KLÄRNER D & F.G. BARTH (1982): Vibratory signals and prey capture in orb-weaving spiders (*Zygiella x-notata, Nephila clavipes*; Araneidae). — J. Comp. Physiol. **148**: 445–455.

LABHART T. & D.-E. NILSSON (1995): The dorsal eye of the dragon-fly *Sympetrum*: Specializations for prey detection against the sky. — J. Comp. Physiol. A **176**: 437–453.

LAND M.F. (1969a): Structure of the retinae of the principal eyes of jumping spiders (Salticidae: Dendryphantinae) in relation to visual optics. — J. Exp. Biol. **51**: 443–470.

LAND M.F. (1969b): Movements of the retinae of jumping spiders (Salticidae: Dendryphantinae) in response to visual stimuli. — J. Exp. Biol. **51**: 471–493.

LAND M.F. (1981): Optics and vision in invertebrates. — In: AUTRUM H. (Ed.): Handbook of Sensory Physiology vol. VII/6B. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo: 471–592.

LAND M.F. (1985): The morphology and optics of spider eyes. — In: BARTH F.G. (Ed.): Neurobiology of Arachnids. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo: 53–76.

LAND M.F. (1997): Visual acuity in insects. — Ann. Rev. Entomol. **42**: 147–177.

LAND M.F. & F.G. BARTH (1992): The quality of vision in the ctenid spider *Cupiennius salei*. — J. Exp. Biol. **164**: 227–242.

LANDOLFA M.A. & F.G. BARTH (1996): Vibrations in the orb web of the spider *Nephila clavipes*. Cues for discrimination and orientation. — J. Comp. Physiol. A **179**: 493–508.

LAUGHLIN S., BLEST A.D. & S. STOWE (1980): The sensitivity of receptors in the posterior median eye of the nocturnal spider, *Dinopis*. — J. Comp. Physiol. A **141**: 53–65.

LEHTINEN P.T. (1980): Trichobothrial patterns in high level taxonomy of spiders. — Proc 8th International Conf Arachnol Egermann, Wien: 493–498.

LIESENFELD F.J. (1961): Über Leistung und Sitz des Erschütterungssinnes von Netzspinnen. — Biol. Zbl. **80**: 465–475.

MAGNI F., PAPI F., SAVELY H.E. & TONGIORGI P. (1964): Research on the structure and physiology of the eyes of a lycosid spider. II: The role of different pair of eyes in astronomical orientation. — Arch. ital. Biol. **102**: 123–136.

MASTERS W.M. (1984a): Vibrations in the orb webs of *Nuctenea sclopetaria* (Araneidae). I. Transmission through the web. — Behav. Ecol. Sociobiol. **15**: 207–215.

MASTERS W.M. (1984b): Vibrations in the orb webs of *Nuctenea sclopetaria* (Araneidae). II. Prey and wind signals and the spider's response threshold. — Behav. Ecol. Sociobiol. **15**: 217–223.

MENZEL R. (1979): Spectral sensitivity and color vision in invertebrates. — In: AUTRUM H. (Ed.): Handbook of Sensory Physiology vol. VII/6. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo: 503–580.

MILDE J.J. & E.-A. SEYFARTH (1988): Tactile hairs and leg reflexes in wandering spiders: physiological and anatomical correlates of reflex activity in the leg ganglia. — J. Comp. Physiol. A **162**: 623–631.

MITTELSTAEDT H. (1985): Analytical cybernetics of spider navigation. — In: BARTH F.G. (Ed.): Neurobiology of Arachnids. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo: 298–316.

NØRGAARD T., HENSCHEL J.R. & R. WEHNER (2003): Long distance navigation in the wandering desert spider *Leucorchestris arenicola*: can the slope of the dune surface provide a compass cue? — J. Comp. Physiol. A **189**: 801–809.

PAULUS H.F. (1979): Eye structure and the monophyly of the arthropoda. — In: GUPTA A.P. (Ed.): Arthropod Phylogeny. Van Nostrand Reinhold, New York: 299–383.

PETERS W. & C. PFREUNDT (1986): Die Verteilung von Trichobothrien und lyraförmigen Organen an den Laufbeinen von Spinnen mit unterschiedlicher Lebensweise. — Zool. Beitr. N. F. **29**: 209–225.

POLLARD S.D., MACNAB A.M. & R.R JACKSON (1987): Communication with chemicals: pheromones and spiders. — In: NENTWIG W. (Ed.): Ecophysiology of Spiders. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo: 133–141.

RATHMAYER W. (1967): Elektrophysiologische Untersuchungen an Propriorezeptoren im Bein einer Vogelspinne (*Eurypelma hentzi* CHAMB.) — Z. vergl. Physiol. **54**: 438–454.

RATHMAYER W. & J. KOOPMANN (1970): Die Verteilung der Propriorezeptoren im Spinnenbein. Untersuchungen an der Vogelspinne *Dugesiella hentzi* CHAMB. — Z. Morphol. Tiere **66**: 212–223

REINIG C. (1991): Die Spinne. — KULESSA H. (Hrsg.): Insel Taschenbuch 1338, Insel Verlag, Frankfurt am Main: 1–214.

REIßLAND A. & P. GÖRNER (1985): Trichobothria. — In: BARTH F.G. (Ed.): Neurobiology of Arachnids. Springer, Berlin: 138–161.

RIEKEN B. (2003): Arachne und ihre Schwestern. — Int Hochschulschriften Bd. **403**, Waxmann, Münster: 1–287.

ROVNER J.S. (1968): Territoriality in the sheet web spider *Linyphia triangularis* (CLERCK) (Araneae, Linyphiidae). — Z. Tierpsychol. **25**: 232–242.

ROVNER J.S. (1996): Conspecific interactions in the lycosid spider *Rabidosa rabida*: The roles of different senses. — J. Arachnol. **24**: 16–23.

SCHMID A. (1998): Different functions of different eye types in the spider *Cupiennius salei*. — J. Exp. Biol. **201**: 221 - 225.

SCHULZ S. & S. TOFT (1993): Identification of a sex pheromone from a spider. — Science **260**: 1635–1637.

SCHULZ S., PAPKE M., TICHY H., GINGL E. & R. EHN (2000): Identification of a new sex pheromone from silk dragline of the tropical hunting spider *Cupiennius salei*. — Angew. Chem. **39**: 4339–4341.

SEYFARTH E.-A. (1978): Lyriform slit sense organs and muscle reflexes in the spider leg. — J. Comp. Physiol. **125**: 45–57.

SEYFARTH E.-A. (1985): Spider proprioception: Receptors, reflexes and control of locomotion. — In: BARTH F.G. (Ed.): Neurobiology of Arachnids. Springer, Berlin: 230–248.

SEYFARTH E.-A. & F.G. BARTH (1972): Compound slit sense organs on the spider leg: mechanoreceptors involved in kinesthetic orientation. — J. Comp. Physiol. **78**: 176–191.

SEYFARTH E.-A. & A. FRENCH (1994): Intracellular characterization of identified sensory cells in a new spider mechanoreceptor preparation. — J. Neurophysiol. **71**: 1422–1472.

SEYFARTH E.-A. & H.J. PFLÜGER (1984): Proprioreceptor distribution and control of a muscle reflex in the tibia of spider legs. — J. Neurobiol. **15**: 365–374.

SEYFARTH E.-A., BOHNENBERGER J. & J. THORSON (1982): Electrical and mechanical stimulation of a spider slit sensillum: outward current excites. — J. Comp. Physiol. A **147**: 423–432.

SEYFARTH E.-A., ECKWEILER W. & K. HAMMER (1985): Proprioceptors and sensory nerves in the legs of a spider, *Cupennius salei* (Arachnida, Araneida). — Zoomorphology **105**: 190–196.

SEYFARTH E.-A., GNATZY W. & K. HAMMER (1990): Coxal hair plates in spiders: physiology, fine structure, and specific central projections. — J. Comp. Physiol. A **166**: 633–642.

SHIMOZAWA T., MURAKAMI T. & T. KUMAGAI (2003): Cricket wind receptors: Thermal noise for the highest sensitivity known. — In: BARTH F.G., HUMPHREY J.A.C. & T.W. SECOMB (Eds.): Sensors and Sensing in Biology and Engineering. Springer, Wien New York: 145–157.

SPECK J. & F.G. BARTH (1982): Vibration sensitivity of pretarsal slit sensilla in the spider leg. — J. Comp. Physiol. A **148**: 187–194.

SPECK-HERGENRÖDER J. & F.G. BARTH (1988): Vibration sensitive hairs on the spider leg. — Experientia **44** (1): 13–14.

STOKES G.G. (1851): On the effect of the internal friction of fluids on the motion of pendulums. — Trans. Camb. Phil. Soc. **9**: 8ff. [reprinted in Mathematical and Physical Papers vol. III: 1–141, Cambridge Univ Press 1901].

THURM U. (1982): Grundzüge der Transduktionsmechanismen in Sinneszellen. Mechano-elektrische Transduktion. — In: HOPPE W., LOHMANN W., MARKL H. & H. ZIEGLER (Hrsg.): Biophysik. Springer Verlag, Berlin: 681–696.

TICHY H., GINGL E., EHN R., PAPKE M. & S. SCHULZ (2001): Female sex pheromone of a wandering spider (*Cupiennius salei*): identification and sensory reception. — J. Comp. Physiol. A **187**: 75–78.

TIETJEN W.J. & J.S. ROVNER (1982): Chemical communication in lycosids and other spiders. — In: WITT P.N. & J.S. ROVNER (Eds.): Spider Communication. Mechanisms and Ecological Significance. Princeton Univ Press, Princeton NJ: 249–279.

ROEMER VAN DE A. (1980): Eine vergleichende morphologische Untersuchung an dem für die Vibrationswahrnehmung wichtigen Distalbereich des Spinnenbeins. — Dipl.-Arb. Univ. Frankfurt: 1–84.

VOLLRATH F. (1979a): Behavior of the kleptoparasitic spider *Argyrodes elevatus* (Araneae, Theridiidae). — Anim. Behav. **27**: 515–521.

VOLLRATH F. (1979b): Vibrations: their signal function for a spider kleptoparasite. — Science **205**: 1149–151.

VOLLRATH F. (1987): Kleptobiosis in spiders. — In: NENTWIG W. (Ed.): Ecophysiology of Spiders. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo: 274–286.

WALLA P., BARTH F.G. & E. EGUCHI (1996): Spectral sensitivity of single photoreceptor cells in the eyes of the ctenid spider *Cupiennius salei* KEYS. — Zoological Science **13**: 199–202.

WATSON P.J. (1986): Transmission of female sex pheromone thwarted by males in the spider *Linyphia litigosa* (Linyphiidae). — Science **233**: 219.

WEHNER R. & S. WEHNER (1990): Insect navigation: use of maps or Ariadne's thread? — Ethology, Ecology & Evolution **2**: 27–48.

WILLIAMS D.S. & P.D. MCINTYRE (1980): The principal eyes of a jumping spider have a telephoto component. — Nature **288**: 578–580.

YAMASHITA S. (1985): Photoreceptor cells in the spider eye: Spectral sensitivity and efferent control. — In: BARTH F.G. (Ed.): Neurobiology of Arachnids. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo: 103–117.

Anschrift des Verfassers:

Univ.-Prof. Dr. Friedrich G. BARTH
Universität Wien
Biozentrum
Institut für Zoologie
Althanstr.14
A-1090 Wien, Austria
E-Mail: friedrich.g.barth@univie.ac.at